

PRODUKTIONS BIOLOGISCHE UND
POPULATIONSDYNAMISCHE UNTERSUCHUN-
GEN AN NATÜRLICHEN PHYTOPLANKTON-
POPULATIONEN, BEI PHOSPHATDÜNGUNG
MIT UNTERSCHIEDLICHEN ZUFUHR RATEN

Wolfgang Tins

1982

PRODUKTIONS BIOLOGISCHE UND POPULATIONSDYNAMISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN NATÜRLICHEN PHYTOPLANKTONPOPULATIONEN, BEI PHOSPHATDÜNGUNG
MIT UNTERSCHIEDLICHEN ZUFUHRATEN

Dissertation der Fakultät für Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von Wolfgang Tins

1982
Juli 1982

1. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Siebeck

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 4. August 1982



DISSERTATIONS - UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2809090

Herr Professor Siebeck war mein Lehrer auf dem Gebiet der Limnologie. Mehr als vier Jahre konnte ich bei ihm als Assistent arbeiten. Er ermöglichte mir auch dadurch meine Promotion. Bei der Wahl und Durchführung meiner Arbeit ließ er mir größte Freiheit und förderte sie durch großzügige Unterstützung meiner Wünsche. Für die Betreuung dieser Dissertation und für die Jahre der guten Zusammenarbeit danke ich ihm herzlich.

Der Deutsche Wetterdienst und das Wetteramt München überließen mir freundlicherweise alle in der Arbeit verwendeten Wetterdaten.

Das Graphikprogramm GRAFFITI von Herrn J. Plate wurde bei zahlreichen, am Leibniz-Rechenzentrum gefertigten Zeichnungen verwendet.

Ebenso bin ich Herrn Professor R. Wetzstein zu Dank verpflichtet, da er mir die Möglichkeit gab, am Rasterelektronenmikroskop des Instituts für Anatomie und Experimentelle Biologie zu arbeiten. Auf die Hilfe von Herrn W. Maile und Frau Hildebrandt hätte ich dabei nicht verzichten können.

Herr Dr. H.R. Bürgi und Herr Dr. Szabo (EAWAG/Dübendorf bei Zürich) berieten mich bei der Versuchsplanung und führten mich in die P-Analytik ein.

Vor allem wäre aber die Arbeit nicht ohne die Hilfe vieler Kollegen und Freunde innerhalb und außerhalb des Instituts möglich gewesen, von denen ich einige stellvertretend nennen darf:

Wolfgang Höckh und Dr. Erik Bohl gaben mir Hilfestellungen bei der Arbeit im Leibniz-Rechenzentrum.

Angelika Lutz stand bei den Versuchen zur P-Aufnahmegeschwindigkeit Tag und Nacht mit im Labor.

Angelika Markl, Gesine Thoms, Dr. Walter Sigl, Dr. Jürgen Markl und andere Kollegen werden die Reinigungs- und Installationsarbeiten an meiner Versuchsanlage nicht so schnell vergessen, die uns manchmal bis an den Rand der Erschöpfung brachten.

Ihnen sowie allen, die mit mir diese Arbeit diskutierten und mir halfen, danke ich sehr.

INHALTSVERZEICHNIS

Kapitel	Titel	Seite
	Inhaltsverzeichnis	4
	Abbildungsverzeichnis	6
	Abkürzungen	7
	Verzeichnis zum Bildanhang	8
1	Einführung	10
2	Methoden	13
2.1	Der See	13
2.2	Die Versuchsanlage	18
2.3	Physikalische Parameter	18
2.4	Chemische Parameter	19
2.4.1	Sauerstoff	19
2.4.2	Stickstoff	19
2.4.3	Phosphor	20
2.5	Biotische Parameter	22
2.5.1	Produktion	22
2.5.2	Phosphor - Aufnahmegeschwindigkeit	22
2.5.3	Phytoplankton - Biomasse	22
2.5.4	Biomasse des Wandaufwuchses	24
2.5.5	Zooplanktonbiomasse	25
2.5.6	Sedimentationsraten	26
2.6	Versuchsbeschreibung	29
2.7	Vorversuche	33
2.8	Statistik	34
3	Ergebnisse	36
3.1	Vorversuche	36
3.2	Chlorophyll (Phytoplankton - Biomasse)	41
3.3	Herbivoren und Carnivoren	48
3.4	Phosphat - Aufnahmegeschwindigkeit	61
3.5	Sedimentation	67
3.6	Wandaufwuchs	72
3.7	Abhängigkeit der Algenpopulationen von abiotischen Faktoren und gegenseitige Beeinflussung	74

3.7.1	Gesamtbiomasse - Entwicklung d. Phytoplanktons	85
3.7.2	Biomasseentwicklung der Phytoplankton - Klassen	86
3.7.3	Populationsdynamik der Arten	89
3.7.4	Gegenseitige Beeinflussung gruppierter Parameter und Einzelarten	124
4	Diskussion	130
4.1	Phytoplanktonentwicklung	130
4.2	Bilanzierung	143
4.2.1	Sedimentationsbedingungen	144
4.2.2	Wandaufwuchs	150
4.2.3	Bilanz	151
4.2.4	Gesamtbiomasse und Übertragbarkeit auf Seever- hältnisse	153
5	Zusammenfassung	158
6	Literaturverzeichnis	161
7	Taxonomie und Phytoplankton-Arten- liste	170
	Anhang	176
	System der Algen	176
	Signifikanztest - Standartabweichung	181
	Bildanhang	183
	Lebenslauf	186
	Nachwort	187

B i l d v e r z e i c h n i s

Abb.		Seite
1	Flußdiagramm: Phosphor-Phytoplankton mit den wichtigsten Faktoren der Biozönose	12
2	Seeoner Klostersee - Tiefenkarte	15
3	Jahresverlauf der Temperatur (Isoplethendarstellung)	17
4	Versuchsanlage (4a, 4b)	18a
5	Sedimentfallen (5a, 5b)	28
6	Vorversuche: Biomasseentwicklung	37
7	Chlorophyll a: Phytoplankton-Frischgewicht	44
8	Zooplanktonentwicklung mit/ohne Fische (8a, 8b)	51
9	Zooplankton bei unterschiedlicher Düngung (relativ zu Seedaten)	57
10	Zooplankton-Histogramme 1x / 9x gedüngt	57
11-15	Individuenzahl und Biomasse der Zooplanktongruppen bei unterschiedlicher Düngung	58
17	Phytoplankton: Zooplankton (Biomasse)	60
18	Phytoplankton: Herbivoren (Biomasse)	60
19	Phosphor-Aufnahmegeschwindigkeit (09.08.78)	66
20	Phosphor-Aufnahmegeschwindigkeit (19.10.78)	66
21	Gelöster Phosphor (SRP + SUP)	83
22	Partikulärer Phosphor	83
23	Klimafaktoren	83
24	Gesamtbiomasseentwicklung des Phytoplanktons	84
25	Gesamtbiomasseentwicklung des Phytoplanktons relativ zum See	84
26	Gesamtbiomasseentwicklung des Phytoplanktons relativ zum Referenzbecken	84
27-31	Phytoplankton-Biomasse der Klassen	87
32-36	Individuenzahlen: Aphanothece, Coelosphaerium	91
37-41	Individuenzahlen: Microcystis, Anabaena	94

42-46	Individuenzahlen: <i>Synedra</i> , <i>Fragilaria</i>	97
47-51	Individuenzahlen: <i>Cyclotella</i> , "cocc. Minialgen"	100
52-56	Individuenzahlen: <i>Ceratium</i> , <i>Gymnodinium</i>	102
57-61	Individuenzahlen: <i>Cryptomonas</i> , <i>Rhodomonas</i>	105
62-66	Individuenzahlen: <i>Peridinium</i> , <i>Mougeotia</i>	109
67-71	Individuenzahlen: <i>Dinobryon</i> , <i>Mallomonas</i>	111
72-76	Individuenzahlen: <i>Monoraphidium</i> , <i>Elakatothrix</i>	114
77-81	Individuenzahlen: <i>Chodatella</i> , <i>Oocystis</i>	116
82-86	Individuenzahlen: <i>Tetraedron</i> , <i>Scenedesmus</i>	120
87-91	Individuenzahlen: <i>Closterium</i> , <i>Cosmarium</i>	122
92	Entwicklung von <i>Ceratium cornutum</i>	136
93	Sedimentation und Rücklösung	149

A b k ü r z u n g e n

P	Phosphor
SRP	soluble reactive phosphorus (überwiegend anorg. Phosphat -PO ₄)
SUP	soluble unreactive phosphorus (überwiegend org. gelöster Phosphor)
TP	total phosphorus (Gesamtphosphat)
PP	partikulärer Phosphor
REM	Raster-Elektronenmikroskop
µg/l	millionstel Gramm pro Liter

Verzeichnis zum Bildanhang

- I Luftaufnahme vom Seeoner Klostersee
- II Algenzuchtbecken bei der Montage
- III Algenzuchtbecken im See
- IV *Microcystis flos aquae*
- V *Microcystis wesenbergii* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- VI *Peridinium cinctum* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- VII *Cyclotella* auf *Ceratium* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- VIII *Cyclotella* auf *Ceratium* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- IX *Cyclotella* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- X *Stephanodiscus* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- XI *Scenedesmus* (REM, Foto: MAILE/TINS)
- XII *Ankistrodesmus falcatus* (REM, Foto: MAILE/TINS)

1 EINFÜHRUNG

Die Wirkungen erhöhter Nährstoffzufuhr auf Gewässerbiotope ist ein Thema innerhalb der Limnologie, das wohl nicht sehr viel jünger ist, als dieser Wissenschaftszweig selbst.

Die fortschreitende Industrialisierung, die Intensivierung der Land- und Forstwirtschaft, der steigende Einsatz phosphathaltiger Waschmittel (NOMANN, 1971) und andere Faktoren ließen in den letzten Jahrzehnten die Gewässereutrophierung zu einem weltweiten, brennenden Problem werden, das demgemäß wachsendes Interesse fand.

Man versuchte, die Nährstoffe nach ihrer Wichtigkeit zu ordnen, man untersuchte die Wirkung auf die Primärproduktion isoliert, man machte Aussagen über gesamte Biozöosen. Die Methoden, wie großangelegte vergleichende Freilanduntersuchungen (VOLLENWEIDER, 1968) über Bioassays (KILHAM & KILHAM, 1978; DOEMEL & BROOKS, 1973) bis zur Düngung ganzer Seen (SCHINDLER, 1974, 1975; LUNDGREN, 1978) waren ebenso vielseitig, wie die Details der Fragestellungen. Eine Frage blieb jedoch dabei unberücksichtigt:

Wie wirkt sich die u n t e r s c h i e d l i c h e Z u f u h r r a t e eines Nährstoffes - bei g l e i c h e r Z u f u h r m e n g e innerhalb eines gegebenen Zeitraumes - auf die Phytoplanktonproduktion und die Artenzusammensetzung aus? Anders ausgedrückt: Was ergeben sich für Unterschiede, wenn man die gleiche Menge eines Nährstoffes

einmal schubweise, in größeren Zeitintervallen, zum anderen aber möglichst kontinuierlich über die Zeit verteilt, dem Wasser zuführt?

Fragen dieser Art sind nicht nur von akademischem Interesse, sondern könnten beispielsweise bei der Optimierung der Einleitung nährstoffreicher Abwässer in Vorfluter Bedeutung erlangen.

Dieser, wenn auch vielleicht etwas ferne angewandte Hintergrund fand insoweit in die Experimentalplanung Eingang, als versucht wurde, die Methodik so zu wählen, daß die Bedingungen weitestmöglich an in situ-Verhältnisse angenähert sind. Daß dem eine Reihe technischer wie finanzieller Grenzen gesetzt war, wird später an anderer Stelle noch erläutert. Auch die Vorzüge, die Möglichkeiten und die Nachteile der Versuchsanlage werden dargestellt.

Phosphor wurde als einziger zuzuführender Nährstoff gewählt. Wie später gezeigt wird, ist er der am stärksten limitierende Faktor. Bei der Behandlung der Abhängigkeit des Phytoplanktons von der Phosphatzufuhr ist zu berücksichtigen, daß diese beiden Größen nicht isoliert gesehen werden können. Von nahezu allen abiotischen und biotischen Elementen des Ökosystems ist eine wechselseitige Beeinflussung denkbar. Ein Teil dieser Parameter wurde deshalb mit in die Untersuchungen einbezogen. Die wichtigsten Zusammenhänge werden im folgenden Diagramm skizziert (Abb. 1).

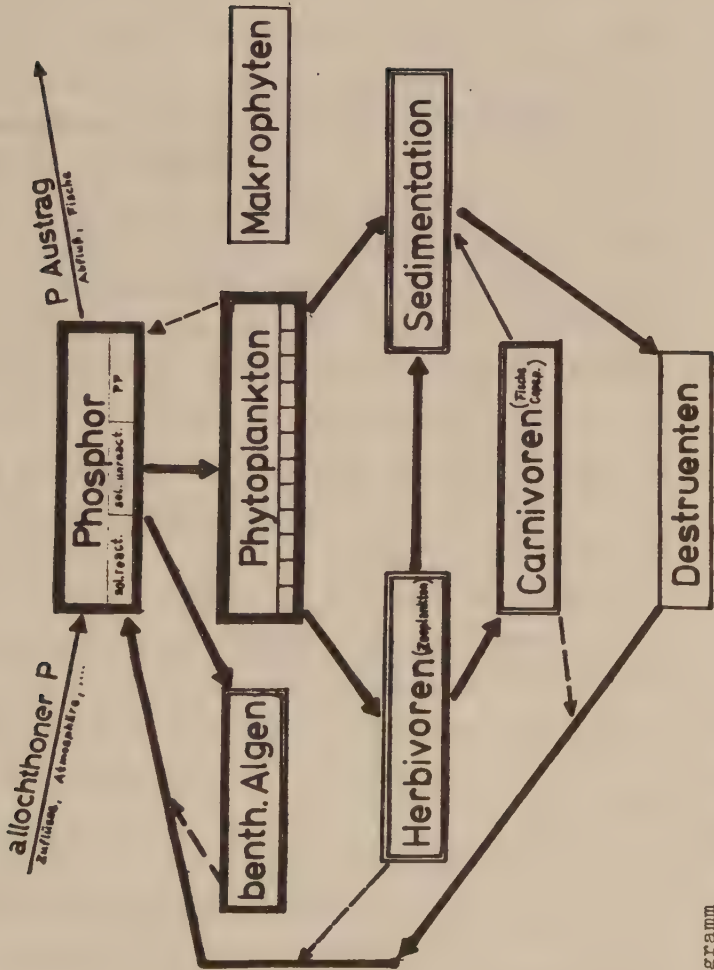


Abb. 1
Flußdiagramm
Phosphor - Phytoplankton

2 METHODEN

2.1 Der See

Die Experimente wurden im Seeoner Klostersee (Chiemgau/Bayern - $45^{\circ} 34'E$, $53^{\circ} 15'N$) durchgeführt. Für die Laborarbeiten stand die Limnologische Außenstelle des Zoologischen Instituts der Universität München in Seeon in unmittelbarer Seenähe zur Verfügung. Der Seeoner See ist ein mäßig eutropher Toteis-See, der nach der Würm-Vereisung entstand. Er hat eine Fläche von 46 ha, eine mittlere Tiefe von 8 m und ein Volumen von ca $368 \cdot 10^4 m^3$.

Die Versuche wurden im Hauptbecken durchgeführt. Es umfaßt eine Fläche von ca 36 ha. Die Weinbergbucht mit ca 7 ha und die Herzogbucht mit ca 3 ha sind durch Schwellen mit nur etwa 2 m Wassertiefe vom Hauptsee getrennt und bilden deshalb relativ eigenständige Wasserkörper. Abb. 2 zeigt eine Tiefenkarte des Seeoner Klostersees nach HOFMANN & LOUIS (1968). Die Zeichnung wurde jedoch in mehrfacher Hinsicht verändert. So wurde die Uferlinie mit Hilfe von Luftaufnahmen korrigiert, außerdem mußten die Tiefen teilweise berichtigt werden. Sie waren größtenteils um ca 1 m zu tief angegeben. Der Grund dafür könnte in der überaus lockeren Schlammkonsistenz an den tiefen Stellen des Sees liegen. Der Übergang vom Wasser zum Schlamm ist dadurch nahezu kontinuierlich und erschwert deshalb Lotungen. Außerdem wurde der Verlauf der

Tiefenlinien nordwestlich der Verankerungsstelle der Algenzuchtbecken berichtigt. Der See hat in die Weinbergbucht einen kleinen Zufluß, der ihm Wasser aus einer Kette von mehreren anderen Seen bringt. Sie bildeten am Ende der Eiszeit den Seeoner Ursee und wurden später durch Verlandung voneinander getrennt.

Der Seeoner See ist ein di-, holomiktischer See. Ab etwa Mai beginnen die tiefsten Schichten sauerstofffrei zu werden. Im Herbst ist der See dann herauf bis über 8 m sauerstofffrei, das heißt, nur noch das halbe Seevolumen ist mit Sauerstoff versorgt. Um den Klostersee einordnen zu können, werden im folgenden einige physikalische und chemische Werte gegeben.



Abb. 2

TIEFENKARTE DES
SEENER KLOSTERSEES

Nach HOFMANN & LOUIS (1988) - verändert

Außer wenn die Tiefen genannt sind, handelt es sich um Epilimnion-Mittelwerte aus unterschiedlich vielen Messungen während der Sommermonate Juli mit September 1976 bis 1980. Sie sollen eine Vorstellung über die Größenordnungen der Parameter geben:

Höhe über N.N.	517 m
Leitfähigkeit	218 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (20°)
Chlorid	2,8 mg/l
Ca^{++}	39 mg/l
Mg^{++}	14 mg/l
SiO_2	2,1 mg/l
SO_4^{-}	7,8 mg/l
P soluble reactive	0-1 $\mu\text{g}/\text{l}$
P -"- unreactive	14 $\mu\text{g}/\text{l}$
P partikulär	16 $\mu\text{g}/\text{l}$
$\text{NO}_3\text{-N}$ 1 m	0,88 mg/l
$\text{NO}_3\text{-N}$ 8 m	0,67 mg/l
$\text{NO}_2\text{-N}$ 1 m	0,012 mg/l
$\text{NO}_2\text{-N}$ 8 m	0,008 mg/l
$\text{NH}_4\text{-N}$ 1 m	0 mg/l
$\text{NH}_4\text{-N}$ 8 m	0,310 mg/l

Interessant im Zusammenhang mit vorliegender Untersuchung wäre der Wert für die jährliche Phosphorzufuhr (phosphorus loading). Leider wurde sie für den Seeoner See nie ermittelt. Im Rahmen dieser Arbeit den Wert mit zu ermitteln, war ausgeschlossen, da die dafür notwendigen Untersuchungen

überaus umfangreich sind, wenn der Wert auch nur einigermaßen zuverlässig sein soll. Will man trotzdem einen Anhaltswert haben bleibt nur der Umweg über Modelle oder der direkte Vergleich mit anderen empirischen Untersuchungen. So kann man beispielsweise über die mittlere Sommer-Konzentration an Chlorophyll a auf die "phosphorus loading" schließen (STORCH et al., 1978). Dabei käme man zu einem Wert zwischen $0,01$ und $0,02 \text{ gm}^{-3}\text{yr}^{-1}\text{p}$. Die Untersuchungen von VOLLENWEIDER (1968) sprechen eher für einen etwas höheren Wert, lassen aber die Größenordnung als durchaus möglich erscheinen.

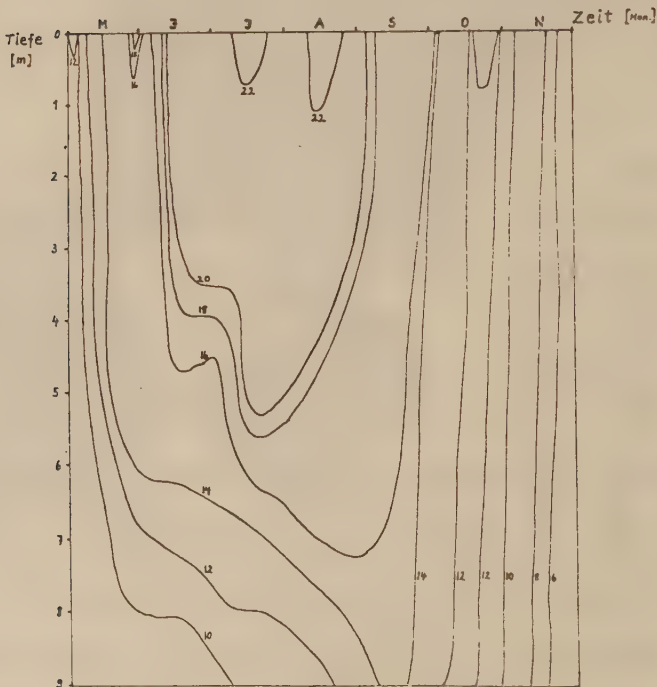


Abb. 3 Jahresverlauf der Temperatur im See

2.2 Die Versuchsanlage

Die Düngeversuche wurden in einer Versuchsanlage durchgeführt, die anfangs aus vier, später aus fünf gleichartigen Becken bestand (Abb. 4). Diese Behälter waren aus klarer Polyäthylenfolie (0,25 mm) auf einem Rahmen aus Aluminiumprofilen. Sie hatten einen Durchmesser von ca. 1,9 m und reichten von der Oberfläche bis zum Grund in 8,5 m Tiefe. Der Inhalt eines Behälters betrug somit ca. 24 m^3 . Sie waren oben und unten offen. Ein polyurethangeschäumter Ring diente als Auftriebskörper (Abb. II, III, Bildanhang). Er reichte ca. 22 cm über die Wasseroberfläche und verhinderte einen Wasseraustausch durch Wellen so gut wie vollständig. Den unteren Abschluß gegen den See bildete ein Ring aus Aluminiumblech, der etwa 20 cm in das Sediment reichte. Die Becken waren gemeinsam von einem starken Aluring umgeben, der nach vier Seiten im Sediment verankert war. Jeder einzelne Behälter konnte mittels dreier Seile ziehharmonikaartig gefaltet zur Oberfläche gezogen werden (Abb. 4a).

2.3 Physikalische Parameter

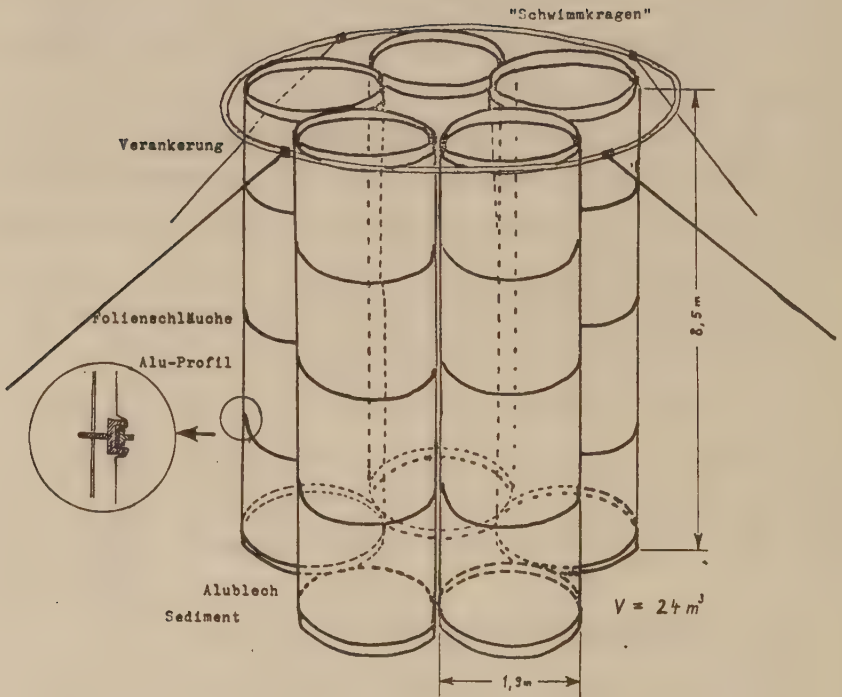
Die Temperaturmessungen wurden mittels einer Thermistorsonde durchgeführt (Genauigkeit: $\pm 0,1^{\circ} \text{ C}$), (Fa. Zülig).

Die Leitfähigkeit wurde mit dem Leitfähigkeitsmeßgerät "WTW-LF Digi 550" gemessen.

Es wurde eine Secchi-Scheibe mit 25 cm $\varnothing$ benutzt.

Abb. 4

Versuchsanlage



Die Lichtmessungen wurden mit dem Quantenphotometer der Firma Lambda (Meßbereich 400-700 nm) durchgeführt. Zweimal wurden Messungen der spektralen Transmission und -Energieverteilung mit einem Selenphotoelement mit sechs vorschaltbaren Schott-Glasfarbfiltern gemacht.

Die Wetterdaten wurden vom Deutschen Wetterdienst zur Verfügung gestellt. Sie stammen von der Wetterstation Kötzing, 15 km südöstlich von Seeon. Es wurden die Sonnenscheindauer, der mittlere Bewölkungsgrad und die mittlere Lufttemperatur jedes Versuchstages notiert.

2.4 Chemische Parameter

2.4.1 Sauerstoff

Die Sauerstoffbestimmungen wurden meist nach der "Winkler"-Methode maßanalytisch durchgeführt. In Ausnahmefällen wurde polarographisch mit einer "Orbisphere"-O₂-Sonde gemessen.

2.4.2 Stickstoff

Das Nitrat wurde kolorimetrisch mit Natriumsalicylat (als Nitrosalicylsäure bei 420 nm) bestimmt.

Die Nitrit-Ionenbestimmung erfolgte ebenfalls kolorimetrisch (bei 530 nm). Mit Sulfanilsäure wird das gebildete Diazoniumsalz mit -Naphtylamin unter Bildung eines roten Azofarbstoffes gekuppelt.

Die Analyse der dritten anorganischen Stickstoffreaktion, die der Ammoniumionen, erfolgte mit Hilfe von Neßler's-Reagenz. Ammoniumionen bilden mit Dikaliumtetrajodomerkurat (II) (Neßler's-Reagenz) in Kaliumhydroxid-Lösung das gelbbraune Ammoniumquecksilberoxijodid, das bei 425 nm photometriert wird.

2.4.3 Phosphor

Die Phosphorbestimmung wurde ebenfalls nach verschiedenen Fraktionen gegliedert durchgeführt. Ein Teil der Proben wurde jeweils über 0,45 μm Membranfilter (SARTORIUS) filtriert. Diese Porengröße ist die inzwischen wohl meistbenutzte und ermöglicht somit am ehesten Vergleiche. Es wurde deshalb in Kauf genommen, daß die partikuläre Fraktion zugunsten der Phosphor-Fraktionen im Filtrat niedriger sein dürfte, als dies z.B. mit 0,1 μm -Filtern der Fall wäre (RIGLER, 1964). Mehrere Werte, die zu Anfang der Versuche erhalten wurden, mußten verworfen werden. Es stellte sich heraus, daß eine Packung Membranfilter ungewöhnlich viel Phosphor enthielt, und das übliche kalte Vorwaschen nicht ausgereicht hatte. Um diesen Fehler zu vermeiden, wurden später alle Filter mit heißer, stark verdünnter Salzsäure gewaschen und danach mehrfach mit aqua dest. gespült. Für die einzelnen Fraktionen wurden die in der Literatur inzwischen weitgehend üblichen Bezeichnungen (STRICKLAND & PARSON, 1960) übernommen. Der "soluble reactive phosphorus" (SRP) wird nach der

Methylenblau-Methode photometrisch im Filtrat bestimmt.

Diese Fraktion wird häufig als anorganisches Phosphat bezeichnet. Verschiedene Untersuchungen (RIGLER, 1968; SCHINDLER & LEAR, 1974) zeigten jedoch, daß die Werte dieser Fraktion höher liegen, als der Gehalt an Orthophosphat.

Den Wert für " s o l u b l e u n r e a c t i v e p h o s -
p h o r u s " (SUP) erhält man, indem man das Filtrat einem Aufschluß unterzieht, das heißt, mit H_2SO_4 unter Erhitzen alle P-Verbindungen in PO_4^{3-} überführt, diese wiederum nach der Methylenblau-Methode quantifiziert und den SRP-Wert subtrahiert. SUP enthält die organischen Phosphorverbindungen und beispielsweise einen Teil der anorganischen Polyphosphate.

Die dritte Fraktion, die bestimmt wurde, war der Gesamtphosphor (TP $\hat{=}$ total phosphorus). Dafür wird nicht ein Filtrat, sondern die Rohwasserprobe dem vorgenannten Aufschlußverfahren unterzogen und der Phosphor in gleicher Weise bestimmt.

Aus den drei bestimmten Fraktionen ist dann eine weitere, die des partikulären Phosphors (PP) berechenbar:

$$PP = TP - SRP - SUP.$$

Insgesamt wurden Aufschluß und Bestimmung der Phosphate in enger Anlehnung an das Verfahren von SCHMID & AMBUEHL (1965) durchgeführt.

2.5 Biotische Parameter

2.5.1 Produktion

Produktionsmessungen wurden nach der ^{14}C -Methode gemacht.

2.5.2 Phosphor-Aufnahmegeschwindigkeit

Für die Bestimmung der P-Aufnahmegeschwindigkeit wurde nach Einbringung und homogener Verteilung der Phosphatlösung (siehe: "Versuchsbeschreibung") die Abnahme des $\text{PO}_4\text{-P}$ (bzw. SRP) gemessen. Dafür wurden in kurzen Zeitabständen Proben entnommen (beginnend 2 min nach der P-Einbringung), die zum Teil sofort an der Entnahmestelle im Boot mittels einer Handpumpe filtriert wurden.

Es wurden die gleichen $0,45\text{ }\mu\text{m}$ -Membranfilter verwendet wie für die normale P-Bestimmung. Daß die gefundene Phosphor-kinetik ebenfalls mit von der Porengröße abhängig ist, wies LEAN (1976) nach.

2.5.3 Phytoplankton-Biomasse

Zur Biomassebestimmung wurde sowohl die Chlorophyllbestimmung als auch die Individuenauszählung + Volumenberechnung benützt (WILLEN & "-", 1978). Zur Chlorophyllbestimmung wurden die auf $0,45\text{ }\mu\text{m}$ Glasfaserfilter (SCHLEICHER & SCHÖLL) gefilterten Proben tiefgefroren und dann mit Aceton 90 % in einer Ultraschallwanne extrahiert. Die Berechnung erfolgte nach PARSON & STRICKLAND (1963).

Die Biomassebestimmung durch Auszählung + Volumenberechnung erfolgte nach der Methode von UTERMÜHL (1958). Es wurde ein Wild-Umkehrmikroskop benützt. Die Volumenberechnung erfolgte durch Rückführung auf einfache geometrische Formen (NAUWERCK, 1963) und Vermessung einer repräsentativen Anzahl jeder Art zu verschiedenen Probenahmezeiten. Das spezifische Gewicht wurde mit $1 \mu\text{g}/\text{mm}^3$ angenommen.

Gezählt wurden jeweils mehrere, kreuzweise durch die Zählkammer gelegte Zählstreifen unterschiedlicher Breite. In Ausnahmefällen wurde für einzelne große Arten (z.B. Ceratium, Peridinium, etc.) die ganze Fläche der Absetzkammer ausgezählt (GILLBRICHT, 1962).

Nachdem zu Beginn der Zählarbeit meist etwa 35 Arten pro Probe ausgezählt wurden, erfolgte schließlich eine Festlegung auf 25 Arten, die nach Individuenzahl und/oder Biomasse am bedeutendsten erschienen. Diese 25 Arten gingen in die statistische Auswertung ein. Es kam jedoch bei einigen Versuchen vor, daß Arten, die nicht zu den 25 statistisch ausgewerteten gehörten, weil sie die meiste Zeit sehr selten waren oder ganz fehlten, für kurze Zeit relativ hohe Individuenzahlen erreichten. Sie wurden dann zu diesen Zeiten ebenfalls gezählt. Jedoch blieb ihre Biomasse mit einer Ausnahme immer unter 3 % der Gesamtbiomasse des Phytoplankton. Lediglich Chroococcus erreichte bei einem Versuch während einer kurzen Periode von weniger als drei Wochen extreme Dichten, so daß diese Art etwa 20 % der Gesamtbiomasse

erreichte. Sie ging dann jedoch sehr schnell wieder zur Bedeutungslosigkeit zurück.

Nicht unproblematisch war zum Teil die Bestimmung der Algenarten. Bei einigen Arten wurde zur Verifizierung ein Raster-Elektronenmikroskop (REM) benützt. Die Qualität der damit erzielten Bilder (siehe Bildanhang) zeigt, daß es damit leicht sein sollte, die jeweilige Spezies zu bestimmen. Es zeigte sich jedoch, daß es schwierig bis unmöglich ist, die nach altem Schlüssel beschriebenen Arten in den nunmehr EM-untersuchten wiederzuerkennen. In vielen Fällen muß man deshalb versuchen, sich auf neuere Arbeiten zu stützen, für die zum Teil bereits das Elektronenmikroskop routinemäßig als taxonomisches Hilfsmittel eingesetzt wurde (CRONBERG, 1980; KRISTIANSEN, 1979/80; TAKAHASHI, 1978; CRONBERG & KRISTIANSEN, 1980).

2.5.4 Biomasse des Wandaufwuchses

Der Wandaufwuchs wurde ermittelt, indem jeweils zu Versuchsbeginn in jedes Becken Plastikstreifen aus dem gleichen Material wie das der Beckenwände in verschiedene Tiefen aufgehängt wurden. Sie hatten eine Größe von 30 x 5 cm, somit eine Fläche von 300 cm² (beidseitig).

Nach Versuchsende wurden diese Folienstreifen unter Wasser vorsichtig in ein leitungswassergefülltes Schraubglas überführt und anschließend sofort mit Lugol'scher Lösung fixiert.

Beim ersten Versuch wurde neues Folienmaterial verwendet, für die weiteren Versuche Polyäthylen, das vier Wochen im See unter Wasser fixiert war und danach ähnlich wie die Beckenwände gereinigt wurde. Die Aufwuchsalgen wurden später sorgfältig von den Kontrollstreifen abgeschabt bzw. gepinselt, durch kräftiges Schütteln gleichmäßig im Wasser suspendiert, und diese Suspension von Epiphyten bzw. benthischen Algen genauso wie das Phytoplankton weiterverarbeitet. Das heißt, es wurde eine Teilprobe in Verbundkammern gefüllt und nach der Sedimentation der Algen im Umkehrmikroskop ausgezählt, um dann über die artspezifischen Volumina wieder die Biomasse zu berechnen.

2.5.5 Zooplanktonbiomasse

Die Zooplankter wurden aufgrund der Fragestellung der Arbeit in erheblich größeren Probenahmeabständen ausgezählt als das Phytoplankton. Ihre Zählung sollte lediglich dazu dienen, ihren relativen Einfluß auf das Phytoplankton zu kontrollieren. Die Volumenangaben bzw. Biomassen sind als Schätzungen anzusehen, da zum Beispiel bei der Zählung die oft recht unterschiedlich großen Individuen einer Art meist nur zwei Größenklassen zugewiesen wurden. Auch bei den Larvalstadien wurde nur in zwei Größenklassen unterteilt. Seltene Arten wurden nicht gezählt. Die Volumenberechnung in Abhängigkeit zur gemessenen mittleren Länge erfolgte entsprechend den mittleren Umrechnungsfaktoren verschiedener Autoren. All dies schränkt die Genauigkeit der Biomassewerte ein.

2.5.6 Sedimentationsraten

Da die mineralische Trübung im Seeoner See zu vernachlässigen ist, ist das Sediment ganz überwiegend biotischen Ursprungs. Um die Sedimentation zu messen, wurde in den Versuchsbecken je ein Sedimentationsgefäß ca 1 m über dem Grund (ca. 7 m Tiefe) angebracht. Ein weiteres wurde außerhalb der Becken in gleicher Seetiefe befestigt.

Die Gefäße waren unten verschlossene, zylindrische PVC-Rohre von 59,2 mm $\emptyset$ (innen) und 336 mm Länge. Die Querschnittsfläche betrug 27,5 cm². Die Zylinder wurden jeweils zu Beginn der Versuche angebracht. Sie füllten sich dabei mit dem Umgebungswasser. Bei Versuchsende wurden sie unter Wasser verschlossen und anschließend der Gesamteinhalt (Sediment + Wasser) analysiert. Die Ergebnisse wurden um einen Wert bereinigt, der sich errechnete aus der Konzentration im umgebenden Wasser x Volumen der Sedimentationsfalle.

Es ist davon auszugehen, daß in diesen Fallen die dem Öffnungsquerschnitt und der Tiefe tatsächlich entsprechende Menge an absinkenden Seston (:= Gesamtheit der im Wasser schwebenden Teile) erfaßt wird. BLOESCH & BURNS (1980) stellten umfangreiche Untersuchungen an, um optimale Sedimentationsfallen zu entwickeln. Die bei meinen Untersuchungen verwendeten Fallen entsprachen in allen Punkten den Empfehlungen, die in dieser jüngeren Arbeit gegeben wurden: So

wird als Material Kunststoff wie Plexiglas oder PVC empfohlen (PVC wurde verwendet). Die Form soll zylindrisch sein, um keinen Konzentrationsgradienten der absinkenden Partikel innerhalb und außerhalb der Gefäße zu bekommen. Die früher häufig verwendeten Trichter haben diverse Nachteile. Die verschiedenen denkbaren Fehlermöglichkeiten führen in der Praxis meist zu "undertrapping effects" (PENNINGTON, 1974; ULÉN, 1978; BLOESCH & BURNS, 1980). Dagegen können sich nach BLOESCH in Flaschen, die einen kleineren Öffnungsquerschnitt haben, sogar "overtrapping effects" einstellen.

Wichtig ist weiterhin das Höhen-Durchmesser-Verhältnis der Sedimentationszylinder. In kleineren Seen mit nicht zu hohen Turbulenzen - wie im Seeoner See - schließt ein Verhältnis von 5:1 die Gefahr von Verlusten aus (verwendete Zylinder: 5,7:1).

Vor Einholen der Fallen wurden sie unter Wasser durch Taucher verschlossen, und somit auch hierbei jeglicher Verlust ausgeschlossen. Die Anbringung war ausreichend hoch über dem Bodensediment, um von daher Störungen (Sedimentumlagerungen etc.) auszuschließen (TINS, 1977).

Die Aufhängung in den Becken war so, daß sowohl ein "Sedimentationsschatten-Effekt" als auch ein Einfangen von Algen, die an der Aufhängevorrichtung wachsen, ausgeschlossen war (Abb. 4). Lediglich die Falle im See war eher

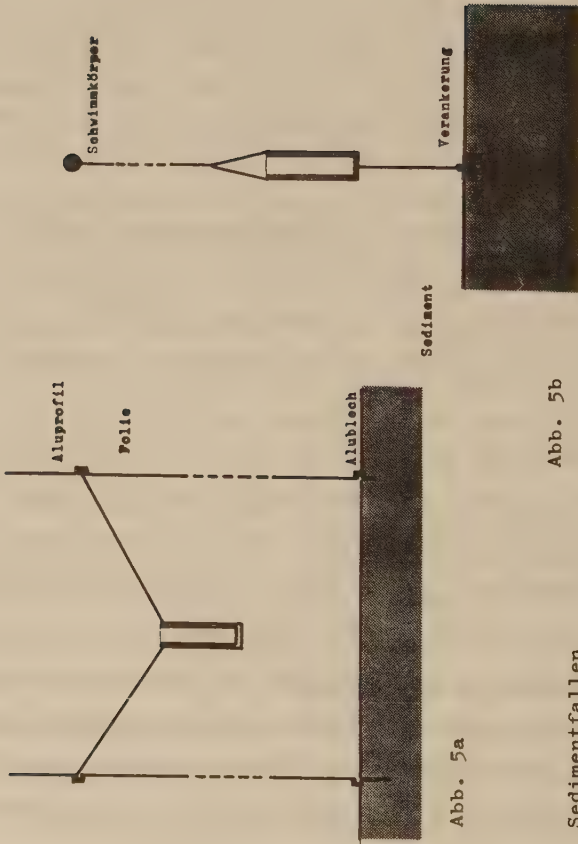


Abb. 5b

Sedimentfallen

Abb. 5a

"konventionell" aufgehängt (Abb. 5). Jedoch gab es keinen Bojenstein, der beim Heben und Absenken Sediment resuspendieren könnte, sondern es erfolgte ebenfalls eine feste Anbringung durch Taucher. Für den Auftrieb sorgte ein kugelförmiger Schwimmkörper mit ca 12 cm Ø. Eine Oberflächenboje fehlte. Da dadurch weder Wellen noch wesentliche Strömungen auf das System einwirkten, konnten auch die Aufhängungen aus extrem dünnem Perlon sein, an denen kein Algenaufwuchs in nennenswertem Umfang erfolgte.

2.6 Versuchsbeschreibung

Um das methodische Gesamtkonzept zu verstehen, soll ein Versuchsablauf beschrieben werden:

Zu Versuchsbeginn beinhalten die fünf Becken das gleiche Wasser, wie es im umgebenden See vorliegt. Dies gilt natürlich nur mit den bekannten Einschränkungen (statistische Schwankungen, Plankton-Wolkenbildung, ...). Die Wände der Becken sind innen und außen gereinigt und haben ihre volle Lichtdurchlässigkeit von ca 90 %. Um die Anfangswerte zu erhalten, die somit für alle Becken als gleich angenommen werden können, werden Wasserproben aus dem See entnommen. Dann erfolgt die erste Düngung. Der Phosphor wurde in der leicht löslichen Form $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (Natriumdihydrogenphosphat) zugegeben. Diese Phosphatform kann von den Algen leicht aufgenommen werden. Die Phosphorgesamtmenge,

die während eines Experiments von ca. vier Wochen Dauer in die Becken eingemischt wurde, war immer und für alle Becken gleich und betrug etwa $100 \mu\text{g/l PO}_4\text{-P}$. Zur Düngung eines Beckens wurde demnach während eines Versuchszyklus $11,0 \text{ g Na H}_2\text{P O}_4 \cdot 2 \text{ H}_2\text{O}$ verwendet.

Molekulargewicht $\text{Na H}_2\text{P O}_4 \cdot 2 \text{ H}_2\text{O}$: 156,006

Atomgewicht P: 30,974

$100 \mu\text{gP/l} \cong 503,7 \text{ mg Na H}_2\text{P O}_4 \cdot 2 \text{ H}_2\text{O/m}^3$.

Wasserinhalt eines Beckens ca. 23 m^3 .

Ein Becken erhält dabei diese gesamte zusätzliche Phosphormenge bei der ersten Düngung. Ein anderes Becken wird dreimal alle acht bis neun Tage mit jeweils einem Drittel der Gesamtmenge gedüngt, während einem weiteren neunmal etwa jeden dritten Tag ein Neuntel dieser $100 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ zugegeben werden. Ein viertes Becken wird jeweils als Parallelprobe behandelt, um die Streuung abschätzen zu können. Das fünfte Becken dient als Referenz. Es wird nicht gedüngt, sonst aber genauso behandelt wie die gedüngten Becken.

Der Vorschlag, ein Referenzbecken und nicht den See zum Vergleich heranzuziehen, wurde von GOLDMAN (1962) gemacht, wenn er auch in der Begründung vermutlich nicht die wesentlichsten Punkte genannt hat.

Zur Nährstoffzugabe wurde die jeweilige Phosphatmenge in etwa einem Liter Wasser gelöst. Diese Lösung wurde dann in

einen PVC-Schlauch gefüllt, der etwa 1,5 cm Innendurchmesser hatte und ca. 8,5 m lang war ($\approx$ Beckentiefe). Am unteren Ende wurde der Schlauch durch eine etwa 3 dm² große Stahlblech-Platte verschlossen, die durch einen ringförmigen Magneten am Schlauchende gehalten wurde. Das obere Schlauchende war mit einem Plastikstopfen verschlossen. Der so mit Nährlösung gefüllte Schlauch wurde zum Temperaturangleich für einige Minuten senkrecht in das Becken gehängt. Durch einen kurzen Ruck am Schlauch wurde der untere Magnetverschluß geöffnet. Entfernte man nun den Stopfen am oberen Ende, konnte man den Schlauch über der Nährlösung wegziehen. Sofort anschließend wurde eine kleine Schiffschraube ($\varnothing$ 60 mm), die von einem kräftigen, wasserdicht gekapselten Elektromotor angetrieben wurde, an einem 8 m langen Aluminium-Rohr einmal im Becken nach unten und wieder nach oben bewegt. Da die Welle mit der Schiffschraube horizontal stand, wurde so die mit dem Schlauch erzeugte "Nährstoff-Säule" sehr schnell gleichmäßig verteilt, ohne jedoch durch vertikale Bewegungen die normale Schichtung zu zerstören. Die zufriedenstellende Funktion dieser Mischmethode wurde durch verschiedene Vorversuche erprobt. Es wurden immer alle Becken, inklusive dem ungedüngten Referenzbecken, gerührt, auch wenn beispielsweise nur ein Becken gedüngt wurde. So sollte eine weitgehende Gleichbehandlung gesichert werden.

Alle Messungen und Probenahmen konnten wegen der Größe der Behälter nach den normalen limnologischen Methoden, genau

wie im See erfolgen. Für die Probennahme wurde ein Friedinger-Schöpfer mit ca 2 l Inhalt verwendet.

Die Versuchsdauer wurde durch den Aufwuchs an den Folienwänden der Behälter begrenzt, da die Fragestellung auf das Plankton und nicht auf das Periphyton oder benthische Arten zielte. Nach jedem Versuch wurden die Beckenwände innen und außen gereinigt. Da die Behälter zu groß waren, um sie ohne erheblichen Aufwand aus dem Wasser zu nehmen, wurde die über 500 m² Wandfläche durch Taucher mit Bürsten manuell gesäubert. Nachdem der Aufwuchs mechanisch entfernt war, wurden die Behälter, ziehharmonikaartig gefaltet, zur Oberfläche gezogen. Dort verblieben sie so lange, bis durch die normalen Strömungen der nun im Wasser schwebende Aufwuchs ein Stück weiter getriftet war, und sich wieder normales Seewasser unter den Becken befand. Nun wurden sie wieder abgesenkt, der untere Aluring im Sediment verankert und Zooplankton fressende Fische (Laube = Ukelei = *Alburnus alburnus* L.) etwa entsprechend der mittleren Dichte im See (SEITZ, 1977) eingesetzt. Nachdem noch die Aufwuchsmessstreifen und die Sedimentfallen angebracht waren, war die Anlage für den nächsten Versuch vorbereitet.

2.7 Vorversuche

Um die geeignete Phosphatmenge zu finden, mit der die Vergleichsbecken jeweils während eines Versuches gedüngt werden sollten, wurden Algenkulturen im Labor angesetzt. Die Phosphatzugabe sollte einerseits niedrig sein, um in einem für unsere Seen relevanten Bereich zu bleiben. Außerdem sollte Phosphor der hauptlimitierende Faktor während des ganzen Versuches bleiben. Ob und wie weit Phosphor limitierend wirkt, sollte ebenfalls durch die Vorversuche im Labor abgeschätzt werden.

In 1.000 ml Erlenmeyerkolben wurden 12 Wasserproben à 500 ml aus dem Seeoner See, 1 m Tiefe und 6 Proben gleicher Menge aus 8 m Tiefe gefüllt. Sie wurden mit unterschiedlichen Mengen Phosphor (als $\text{Na H}_2\text{P O}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$) bzw. mit Stickstoff (als $\text{Na (N O}_3)_2$) versetzt. Die Proben standen an einem Südfenster und waren deshalb gut beleuchtet. Die Gleichmäßigkeit der Beleuchtung war geprüft, trotzdem wurden täglich die Positionen der Algenkulturen vertauscht. Alle Kulturflaschen wurden belüftet. Jeweils zwei Proben aus 1 m Tiefe und eine Probe aus 8 m Tiefe wurden gleich behandelt. Das heißt, es gab sechs unterschiedlich gedüngte Gruppen à drei Flaschen. Die Vorversuche liefen über einen Zeitraum von 18 Tagen. Während dieser Zeit wurden vier Teilproben à 50 ml entnommen und unter dem Umkehrmikroskop ausgezählt, um dann über das Volumen die Biomasse des Phytoplanktons zu berechnen. Die genauen Daten sind Abb. 6 im Kapitel "Ergebnisse" zu entnehmen.

2.8 Statistik

Begriffe und Methoden, die inzwischen in der Ökologie alltäglich sind (Standartabweichung, t-Test, Rang-Korrelation, etc.), werden als bekannt vorausgesetzt. Erläutert werden nur Methoden, die nicht ganz so geläufig sind.

Partielle Korrelation

Die partielle Korrelation ermöglicht es, die Korrelation zweier Variablen unter Ausschaltung anderer Einflußgrößen zu erhalten. Bei einer wachsenden Anzahl von Variablen erfordert diese Methode eine ungemein umfangreiche Rechenprozedur. Im vorliegenden Fall wurden jeweils 25 Algenarten, 7 Gruppen (Klassen) und 6 abiotische Faktoren statistisch behandelt. An der CYBER-Rechenanlage des Leibniz-Rechenzentrums der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, an der die statistischen Arbeiten durchgeführt wurden, sind innerhalb der verwendeten SPSS-Programme (Statistical Package for the Social Sciences) die Einflüsse von maximal fünf Kontrollvariablen auszuschalten. Für eine umfassende statistische Behandlung wäre also bei der hohen Variablenzahl auch eine sehr große Anzahl von variierten Durchläufen notwendig. Sowohl der Rechenaufwand als auch der Umfang der Ergebnisausdrucke würde dabei sehr schnell jedes vernünftige bzw. real machbare Maß übersteigen. Das Verfahren der partiellen Korrelationen ist deshalb im vorliegenden Fall nur auf Detailfragen anwendbar. Aus diesem Grunde bot sich die statistische Bearbeitung bzw. Vorbereitung mittels Kanonischer Korrelationen an.

Kanonische Korrelationen

Anders als bei der einfachen oder multiplen Regression werden nicht Variable miteinander bzw. nicht eine Variable mit einem Variablensatz verknüpft, sondern es werden die Beziehungen zwischen zwei Variablensätzen analysiert. Aus diesen beiden Sätzen werden dafür so viele sogenannte kanonische Variable, das sind einfache Linearkombinationen, gebildet, wie der kleinere Satz Variablen enthält. Außerdem werden ebenso viele Kanonische Korrelationen errechnet, das sind die einfachen Korrelationen zwischen den kanonischen Variablen. Dafür werden die Linearkombinationen so gewählt, daß die kanonischen Korrelationen maximiert und nach absteigender Größe geordnet werden. Das heißt, das erste Paar kanonischer Variablen wird so gewählt, daß es die höchstmögliche Interkorrelation besitzt, die zwischen allen vorhandenen Variablen möglich ist. Das zweite Paar besitzt die zweithöchste Korrelation, usw. Welche der beiden Variablen-Untergruppen abhängige und welche unabhängige Variable enthält, ist gleichgültig, da die Methode nur die ungerichteten Korrelationen angibt. Es werden also keine Zusammenhänge erklärt, sondern die Anwendung des Programms der Kanonischen Korrelationen zeigt lediglich Korrelationsmuster innerhalb der vorhandenen Variablen auf, die dann jedoch noch analysiert bzw. erklärt werden müssen.

Durch die sehr unterschiedlichen Ausgangssituationen der verschiedenen Experimente verlieren statistische Parameter wie Standartabweichung und Varianz weitgehend ihre Aussagekraft. Auf eine Angabe wurde deshalb in den meisten Fällen verzichtet. Zur Erläuterung diene ein Beispiel im Anhang (S. 182).

3 ERGEBNISSE

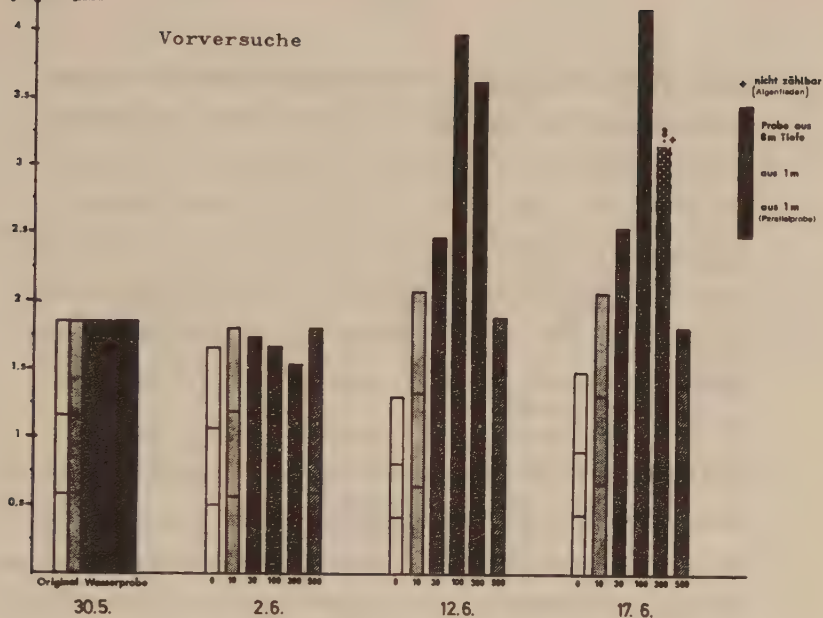
3.1 Vorversuche

Das Wasser für die Laborkulturen wurde am 30.5.76 dem See entnommen. Der Temperaturverlauf zu diesem Zeitpunkt kann aus Abb. 3 gesehen werden. Der Gesamtphosphatgehalt des Wassers betrug in 1 m Tiefe $27,5 \mu\text{g P/l}$, in 8 m Tiefe $21,3 \mu\text{g P/l}$. Die Proben wurden aus 1 m bzw. 8 m geschöpft, jeweils in einem Polyäthylenbehälter ins Labor gebracht, und dort je 500 ml auf die Kulturflaschen verteilt. Die Nährstoffzugabe und die Biomasseentwicklung ist der Tab. 2 und Abb. 6 zu entnehmen. Auf die immer auftretende "lag-Phase", das heißt, das geringe Wachstum während der ersten Tage sei hingewiesen. Vermutlich benötigen die Algen eine gewisse Anpassungszeit, um sich dann unter den veränderten Bedingungen weiter zu teilen. Bei den Vorversuchen wurde kein Wert auf Taxonomie gelegt, da durch die Laborexperimente nur die geeigneten Nährstoffmengen für die späteren Freilandversuche festzulegen waren, trotzdem sei eine Erfahrung am Rande vermerkt: In den Kulturflaschen entwickelten sich Arten besonders stark, die weder im See noch in den großen Algenzuchtbecken eine Rolle spielten. Besonders starke Entwicklung zeigten zwei *Cosmarium*-Arten und eine fädige Blaualge, die nicht bestimmt werden konnte, vermutlich aber der Gattung *Lyngbya* zuzuordnen ist.

Biomasse
g/m³ (frischgew.)

Abb. 5

- 37 -



Proben- nahme- Tiefen	Nährstoff- zugebe ug/l	Biomasse (frischgewicht) ug/l			
		Versuchsbeginn 30. 5.	2. 6.	12. 6.	17. 6.
1	---	578	502	417	443
1	---	578	555	394	464
8	---	710	594	507	595
1	10 P		560	644	671
1	10 P		631	700	648
8	10 P		622	747	766
1	30 P		591	898	804
1	30 P		558	782	977
8	30 P		603	805	780
1	100 P		526	1607	1276
1	100 P		573	1384	1697
8	100 P		576	1005	1212
1	300 P		509	908	1404
1	300 P		485	1610	783
8	300 P		557	1132	nicht zählbar "Algenladen"
1	500 N		589	617	516
1	500 N		531	505	580
8	500 N		693	784	725

Tab. 2

Biomasse-Entwicklung in den Algenkulturen bei den Labor-Vor-
versuchen

Diese Diskrepanz zu den normalen Bedingungen im See war durchaus erwartet. So schreibt VINER (1973), der ebenfalls in Laborkulturen Seewasser mit Nährstoffen anreicherte, daß er annimmt, daß bis zu 2 Tagen die Seebedingungen widergespiegelt würden; nach drei und vier Tagen wäre dies schon zweifelhaft, danach jedoch sei die Situation vollkommen künstlich. Entsprechend dem Zweck der Vorversuche (siehe "Methoden") konnte dies jedoch in Kauf genommen werden.

Da sich nach einer Zugabe von 30 μg P/l bereits eine Produktionssteigerung mit folgender erhöhter Biomasse zeigte, und diese Entwicklung bei Erhöhung des Phosphorgehaltes um 100 $\mu\text{g}/\text{l}$ noch deutlicher war, wurden bei den eigentlichen Experimenten ebenfalls 100 $\mu\text{g}/\text{l}$ P verwendet. Die dreimal höhere Dosis brachte in den Vorversuchen keine Steigerung der Produktivität mehr, ja, die resultierende Biomasse war eher niedriger als bei Zusatz von 100 μg P/l. Bei Zugabe von Stickstoff ergaben sich nur unwesentliche Steigerungen der Biomasse gegenüber den "Nullproben". Deshalb wurde die für die Mehrzahl der Seen zu machende Annahme, daß Phosphor der erste bzw. am stärksten limitierende Faktor ist, auch für den Seeoner Klostersee als richtig angesehen. Auffällig war, daß die Artenzusammensetzung sich zwischen den stärker phosphatgedüngten Kulturen (100 bzw. 300 $\mu\text{g}/\text{l}$) und den Kulturen mit zusätzlichem Stickstoff grundlegend unterschied. Es gab bei den 5 bis 8 häufigsten Arten keine

keine Überschneidungen (Tab. 3). Ähnlich deutliche Unterschiede stellten sich später bei den Freilandversuchen nie ein.

Häufigste Algen im Seewasser zu Versuchsbeginn	Häufigste Algen nach P - Düngung 100 bzw. 300 µg/l	Häufigste Algen nach N - Düngung 500 µg/l
Oocystis	Anabaena	Fragilaria (ca 50 % der Gesamtbio-masse)
Chroococcus	Nephrocythium	Peridinium
Dinobryon	Aphanothece	Pediastrum
Synedra	Coelosphaerium	Staurastrum
Ceratium	Asterionella	Coelastrum
	Chroomonas	Stephanodiscus
	Cosmarium	Chlorogonium
	Cryptomonas	

Tab. 3 Häufigste Algen zu Versuchsbeginn und nach 12 bzw. 18 Tagen

Diskussion:

Wie aus dem Histogramm ersichtlich, war drei Tage nach Zugabe der Nährlösung noch keine Veränderung der Algenbio-masse feststellbar. Nach weiteren zehn Tagen war sie jedoch deutlich manifestiert. Die ungedüngten Proben hatten eine etwas niedrigere Biomasse als die Ausgangswerte, bei den gedüngten war sie angestiegen. Zwei Befunde sind auffällig: Die höchsten Biomassewerte wurden nicht mit 300 µg/l zugegebenem Phosphor erreicht, sondern in den mit 100 µg P/l versetzten Kulturen. Dies hat vermutlich zwei Gründe: Hohe P-Gaben wirken auf manche Arten toxisch (OVERBECK, 1972),

andere erleiden bis zu einer erfolgten Adaptation eine Art "Schock", das heißt, sie wachsen erst mit einer mehr oder weniger langen Verzögerung. Es muß also erst eine individuelle Anpassung der Arten erfolgen, wie auch eine Verschiebung der Zusammensetzung der Biozönose, bis es zu optimalem Wachstum kommt. Bis zum 12.6. war die Zeit für diese Entwicklung anscheinend noch zu kurz. Fünf Tage später war die Biomasse in den mit 300 μg P/l gedüngten Kulturen eventuell am höchsten. Es hatten sich aber fädige Algen gebildet, die ein quantitativ nicht auswertbares Knäuel formten. Außerdem wurde angestrebt, mit einer möglichst niedrigen Düngerkonzentration zu arbeiten, wenn sie nur ausreicht, deutliche Wachstumsunterschiede zu bewirken. Dies war mit 100 μg P/l bereits der Fall. Die jeweils letzte Säule des Histogramms steht für die Kulturen, die mit 500 μg N/l versetzt wurden. Sie zeigten scheinbar keine Veränderung gegenüber dem Ausgangswert. Dabei ist zu berücksichtigen, daß 500 $\mu\text{g/l}$ im Falle des Stickstoffs keine sehr hohe Dosierung ist, außerdem sollte man zur Beurteilung nicht den Ausgangswert, sondern die ungedüngten Referenzkulturen zum jeweils gleichen Zeitpunkt heranziehen. Unter diesen Voraussetzungen sieht man, daß auch bei Stickstoffdüngung ein leichter Biomasseanstieg erfolgt, daß Phosphor jedoch das stärker (früher) limitierende Element ist. Hingewiesen sei nochmals auf die Artenverschiebung. So wurden die Diatomeen *Stephanodiscus* und ganz besonders

Fragilaria, für die man vielleicht eine Siliziumlimitierung erwartet hätte, durch Stickstoffdüngung gefördert. Dagegen war keine der bei P-Düngung reichlich vertretenen Blaualgen in den N-Kulturen häufig.

3.2 Chlorophyll (Phytoplankton-Biomasse)

Bekanntermaßen gibt es in den Seen unserer Breiten große Schwankungen der Phytoplankton-Biomasse. Ein Teil dieser Schwankungen ist zyklisch. So folgt einem Biomasseminimum, das während der Wintermonate durch niedrige Temperatur und mangelndes Lichtangebot verursacht wird, im Frühjahr meist eine Algenblüte. Während der kalten Jahreszeit werden durch Vollzirkulation Nährstoffe aus dem Sediment und den tiefen Wasserschichten gleichmäßig im Wasserkörper verteilt und damit auch in die euphotische Zone eingebracht. Dieses hohe Nährstoffangebot bewirkt zusammen mit der steigenden Energiezufuhr die Frühjahrs-Algenblüte. Die Nährstoffe werden im folgenden mehr oder weniger vollständig von den sich vermehrenden Algen inkorporiert, was ein allgemeines Absinken des gelösten Nährstoffangebotes zur Folge hat. Es kommt zu einer Nährstofflimitierung, wobei häufig Phosphor der wichtigste Faktor ist. Dieser Zustand hält dann den Sommer und Herbst hindurch an. Während dieser Zeit wechselt natürlich laufend die Vielzahl aller inneren und äußeren Bedingungen. Algen werden gefressen, verwertet, aber zum Teil in mineralisierter Form wieder aus-

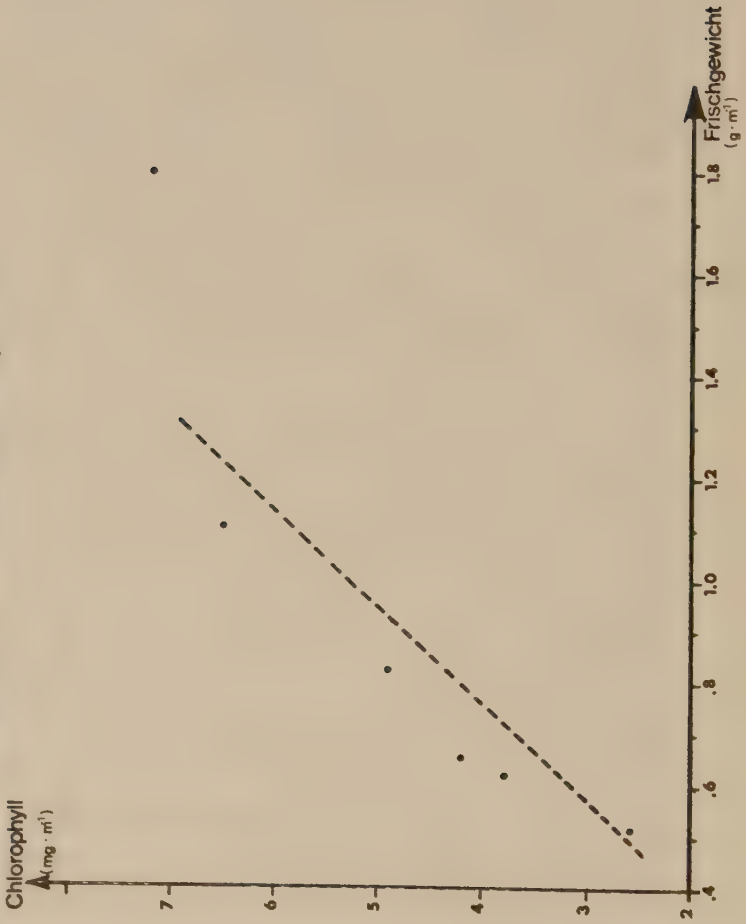
geschieden. Andere werden nach der Sedimentation im Hypolimnion oder am Grund von Mikroorganismen abgebaut. Ein Teil des organischen Materials wird sogar bereits im Epilimnion gespalten und kehrt somit unmittelbar in den pflanzenverwertbaren Stoffkreislauf zurück. Entsprechend dem Wechsel dieser Umgebungsbedingungen ändert sich natürlich auch laufend die Phytoplankton-Biomasse.

Ein gängiges Maß für die Biomasse des Phytoplanktons ist der Chlorophyllgehalt. Dabei kommen zur quantitativen Bestimmung verschiedene Extraktionsmethoden zur Anwendung. Da die Chlorophylle a, -b, -c, zwar unterschiedliche Absorptionsmaxima haben, jedoch alle auch noch bei der Maxima-Wellenlänge der anderen Chlorophyllart absorbieren, wurden von verschiedenen Autoren ebenso verschiedene Formeln vorgeschlagen, nach denen aus der Absorption bei verschiedenen Wellenlängen der Chlorophyllgehalt berechnet werden kann. Diese Formeln wurden empirisch entwickelt. Als Folge davon "passen" sie meist für bestimmte Seen gut, für andere weniger gut. Dies folgt wiederum aus der unterschiedlichen Artenzusammensetzung der verschiedenen Gewässer, wobei meist die Chlorophylle b und c wegen ihrer geringeren, absoluten Mengen und wegen des nicht allgemeinen Vorkommens mehr Probleme bereiten (die Fehler werden dann besonders offensichtlich, wenn die Berechnung zu negativen Chlorophyllkonzentrationen führt). Nicht zuletzt deshalb wurde in der Literatur der letzten Jahre immer

häufiger auf eine differenzierte Chlorophyllangabe verzichtet, und man beschränkte sich auf das Chlorophyll a. Teilweise werden noch die Phaeophytinwerte genannt. Aus der Konzentration dieses Chlorophyll-Abbauproduktes kann man Schlüsse auf den Zustand der Phytonplanktonpopulationen ziehen (Wachstumsphase, Abnahme, ...). Obwohl Chlorophyll a häufig gut zur tatsächlichen Biomasse (z.B. zum Frischgewicht) korreliert ist, besteht doch so gut wie nie eine strenge Proportionalität, ja man kennt sogar Gesetzmäßigkeiten für das Abweichen von proportionalen Verhältnissen (bei geringem Lichtangebot mehr Chlorophyll etc.).

Da in vorliegender Untersuchung die Artenzusammensetzung Teil der Fragestellung war, war die mikroskopische Auszählung obligatorisch für die Auswertung. Das Vermessen einer repräsentativen Anzahl von Individuen jeder Art, und die dann mögliche Volumenberechnung ist kein wesentlicher zusätzlicher Aufwand. Insofern konnte man so das Frischgewicht direkt berechnen und war nicht auf die Chlorophyllbestimmung als Maß für die Biomasse angewiesen. Trotzdem wurde sie teilweise zusätzlich durchgeführt. Das Verhältnis zwischen diesen beiden Biomassebestimmungen ist von allgemeinem Interesse und soll deshalb hier dargestellt werden. Es wurden jeweils 10 Werte zweier aufeinanderfolgender Probenahmeterminen aus den verschiedenen Becken und dem See gemittelt. Die so erhaltenen Wertepaare aus sechs Experimenten wurden gegenübergestellt. Das Verhältnis

Abb. 7 Chlorophyll a : Phytoplankton - Frischgewicht



zwischen Chlorophyllgehalt und Frischgewicht unterscheidet sich bei den verschiedenen Experimenten nicht sehr stark, trotz zum Teil erheblicher Biomassedifferenzen. Lediglich ein Versuch mit ungewöhnlich hoher Biomasse (im Mittel 1 806 mg/m³ Frischgewicht) fällt etwas aus dem Rahmen, da hier der relative Chlorophyllgehalt deutlich niedriger liegt (Tab. 3, Abb. 7). Der niedrigste Einzelwert liegt bei 0,37 % Chlorophyll (bezogen auf Frischgewicht), der niedrigste Mittelwert (aus 10 Wertepaaren) bei 0,40 %. Der höchste Einzelwert betrug 0,69 %, der höchste Mittelwert 0,64 %. Wie man sieht, liegen die relativen Chlorophyllgehalte nur bei dem Versuch mit hoher Biomasse deutlich niedriger. Die übrigen Daten sind der Tab. 4 zu entnehmen. Die Wertepaare Chlorophyll a - Frischgewicht sind in allen Versuchen hochsignifikant (P = 0,001) miteinander korreliert.

Tab. 4 Chlorophyll a : Frischgewicht (Phytoplankton)

Vers. Kr.	Chlorophyll a mg · m ⁻³ Mittelw. Std.- n = 10	Abwch.	Frischgewicht mg · m ⁻³ Mittelw. Std.- n = 10	Abwch.	Pearson Korrel- Faktor	Frischgewicht : Chlorophyll a (% Chloroph. a)
I	2,59	0,209	515,4	99,20	0,921	199 (0,50)
II	3,80	0,341	620,2	115,00	0,903	163 (0,61)
III	4,20	0,612	653,9	77,73	0,967	156 (0,64)
IV	4,90	0,567	826,1	84,49	0,966	169 (0,59)
V	6,50	0,654	1107,9	143,52	0,913	170 (0,59)
VI	7,20	0,831	1875,6	170,05	0,868	251 (0,40)
mit VI	4,87	1,681	921,6	459,18	0,909	185 (0,53)

Minimum	2,38	456,0
Maximum	8,22	2190,0
Std.fehler	0,22	59,3
Skewness	0,32	1,22 (Schiefe)
Kurtosis	-0,93	0,52 (Spannweite)
M.I.	4,43 - 5,30	802,9 - 1040,2 (Konfidenzintervall f. d. den Mittelwert)
Var.K.	0,345	49,83 (Variationskoeffizient)

Wie aus den Werten der Tab. 4 ersichtlich, liegt der Korrelationsfaktor meist bei etwa 0,9, was eine überaus hohe Korrelation bedeutet. In der Literatur findet man dagegen häufig Korrelationen um 0,7 bis 0,8. Diese Diskrepanz ist aber unschwer zu erklären: Häufig gehen in solche Untersuchungen Werte ein, die aus verschiedenen Gewässern und außerdem oft noch aus sehr unterschiedlichen Tiefen stammen. Die Probennahmen erfolgen häufig über alle Jahreszeiten hinweg. Im vorliegenden Falle stammen alle Daten aus dem gleichen See. Es gingen nur Sommer- und Herbstproben in diese Untersuchung ein. Meist stammen die Proben nur aus zwei Tiefen, die überwiegend beide im Epilimnion lagen (meist 1,5 und 5 m).

ROTT (1978) gibt beispielsweise an, daß im Piburger See in 15 bis 21 m Tiefe der Chlorophyllgehalt stark ansteigt, während das Algenvolumen zurückgeht. Von noch stärkeren Schwankungen des Verhältnisses Chlorophyll:Frischgewicht berichten NICHOLLS & DILLON (1978).

Ein weiterer wichtiger Faktor, der zu hohen Korrelationen beigetragen haben dürfte, war die fünffach parallele Probennahme aus den Algenzuchtbecken und dem See. Die unterschiedliche Phosphatdüngung führte zwar zu Änderungen in Artenzusammensetzung und Biomasse, ohne aber das Gesamtspektrum des Phytoplanktons grundlegend zu ändern.

Ein weiterer Punkt ist die tägliche Schwankung des Chlorophyllgehalts. Ähnlich wie die Phosphataufnahme und -abgabe und die Teilung der Algen nicht gleichmäßig oder zufallsverteilt erfolgt, sondern nach einer tagesperiodischen Rhythmik (OVERBECK, 1962/64), unterliegt auch der Chlorophyllgehalt tagesperiodischen Schwankungen (STEEMANN, NIELSEN & JØRGENSEN, 1962). Dies könnte ebenfalls zu einer Lockerung der Korrelation Biomasse (Frischgewicht)- Chlorophyll a führen. Daß dies in vorliegender Untersuchung nicht so ist, liegt daran, daß auch mein Arbeitsablauf (mit Anfahrt, Vorbereitungen, Düngen, Probenahme und Aufarbeiten der Proben im Labor) zwangsläufig einem Rhythmus unterlag. Das heißt, die Proben wurden, ohne besonders darauf zu achten, immer zu ähnlicher Tageszeit genommen. Da außerdem keine Proben unmittelbar an der Oberfläche genommen wurden (die oberste Probentiefe war 1,5 m), war eine weitere Fehler- bzw. Schwankungsquelle ausgeschaltet. Bei hoher Sonneneinstrahlung kann die Chlorophyllproduktion an der Oberfläche bis zu sechs Stunden zum Erliegen kommen (STEEMANN NIELSEN & JØRGENSEN, 1962). All diese Faktoren dürften gemeinsam zu der gefundenen hohen Korrelation beigetragen haben.

3.3 Herbivoren und Carnivoren

Wie im Flußdiagramm dargestellt, kann die Abhängigkeit des Phytoplanktons vom Phosphor nicht isoliert gesehen werden, sondern es ist zu prüfen, ob wenigstens einige der anderen Faktoren zu berücksichtigen sind, wenn irgendwelche Aussagen sinnvoll quantifiziert werden sollen. So könnte die Mortalität des Phytoplanktons direkt abhängig sein von der Anzahl der Phytoplankton fressenden Herbivoren. Wegen der begrenzten Arbeitskapazität konnten die Zooplanktonproben nicht annähernd gleich häufig wie die Phytoplanktonproben genommen und ausgewertet werden. Trotzdem können Aussagen gemacht werden, inwieweit sich einerseits die unterschiedlichen Algendichten auf die Entwicklung des Zooplanktons auswirken und andererseits, inwieweit das Zooplankton durch "grazing" die Phytoplankton-Biomasse beeinflusst.

Das Zooplankton sollte wiederum selbst durch Carnivoren, insbesondere durch Fische, selektiv reduziert werden. Um auch hier eine Annäherung an die Verhältnisse im See zu erreichen, wurden während der Versuche in die einzelnen Becken planktonfressende Fische eingesetzt. Meist waren es Lauben von ca 7 cm Länge. Jedes Becken wurde mit drei (manchmal 2, wenn 1 = 8-9 cm) Fischen besetzt. Zwei Fische würden etwa der mittleren Fischdichte im Seeoner Klostersee entsprechen (SEITZ, 1977). Die leichte Erhöhung der Fischdichte in den Becken sollte ein zu starkes Zooplankton-

wachstum verhindern. Denn ein zu starker "grazing"-Effekt könnte sonst die Reaktion des Phytoplanktons auf die P-Düngung (die Kernfrage der Arbeit!) verwischen. Da in verschiedenen Arbeiten der in situ-Einfluß der Fische auf das Plankton beschrieben wird (CRONBERG, 1980), wurde versucht, ihn im vorliegenden Fall nicht nur durch die Fischzahl den Seeverhältnissen größenordnungsmäßig anzupassen, sondern den Einfluß auch grob zu quantifizieren. So wurden während zweier Experimente zwei Parallelversuche durchgeführt. Das heißt, zwei der fünf Becken wurden in jeder Beziehung genau gleich behandelt, lediglich waren in einem sechs Fische (bzw. 3 Stück), im anderen gar keine. Die Versuche zeigten, daß die Fische in der Dichte, in der sie im See vorhanden sind, wohl keinen starken "grazing"-Druck auf das Zooplankton ausüben. Dies steht im Gegensatz zu den Befunden von ANDERSON et al. (1978), die ebenfalls mit Plastikbecken nicht viel kleineren Inhalts arbeiteten. Da in deren Versuchen die Fischdichte mehr als zehnmal höher als in vorliegendem Fall gewesen seindürfte, werden die Unterschiede verständlich. Auch die Befunde von JACOBS (1977) legen einen deutlicheren Einfluß nahe, den nachzuweisen es aber sicher mehr als zweier Versuche bedurft hätte. Dazu kommt, daß - soweit dies bei so wenigen Versuchen abschätzbar ist - die carnivoren Cyclopsstadien (Copepoditstadium 4 bis adult) in ähnlichem Maße wie das herbivore Plankton gefressen werden, und somit auch die Räuber reduziert werden. Die Ergebnisse der Zooplankton-

entwicklung am Ende der beiden Parallelversuche (mit/ohne Fische) sind in Abb. 8 dargestellt.

Abb. 9 zeigt dagegen die Entwicklung der einzelnen Zooplanktongruppen in den unterschiedlich gedüngten Becken relativ zu den Seewerten. Um die Unterschiede deutlicher zu machen, ist das einmal gedüngte dem kontinuierlich gedüngten Becken in einer Histogrammdarstellung gegenübergestellt (Abb. 10). Wiederum sind die Daten als Relativwerte (%) zu den Seewerten dargestellt, die jeweils als 100 %-Marke dienen.

Einen Überblick über die Verschiebungen durch den jeweils anderen Düngemodus geben die folgenden fünf Zeichnungen (Abb. 11 bis 15). Aus ihnen können die Absolutzahlen der Zooplanktongruppen ersehen werden. Andererseits kann man anhand der schraffierten Säulen der Histogrammdarstellung den sehr unterschiedlichen Beitrag der Plankter zur Biomasse erkennen. Die Gesamtbiomasse des Zooplanktons ist in der nächsten Zeichnung (Abb. 17) der Gesamtphytoplanktonbiomasse gegenübergestellt. Man erkennt, daß die häufig gemachte Annahme maximaler Biomasse auf der untersten Trophieebene (in diesem Fall Phytoplankton) weder in den Becken, noch im See zutrifft. Sowohl in den dargestellten Mittelwerten, wie auch in den Einzelwerten ist immer mehr Zooplankton als Phytoplankton vorhanden. Dies trifft auch zu, wenn man nur die Herbivoren betrachtet. Die Verhältnisse Phytoplankton:Zooplankton und Phytoplankton:Herbivoren entnehme man Tab. 5, Abb. 17, 18.

Abb. 8 a

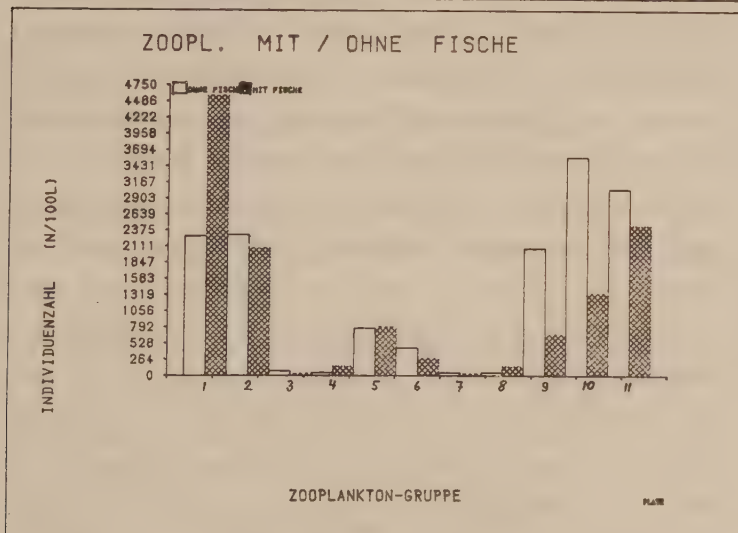
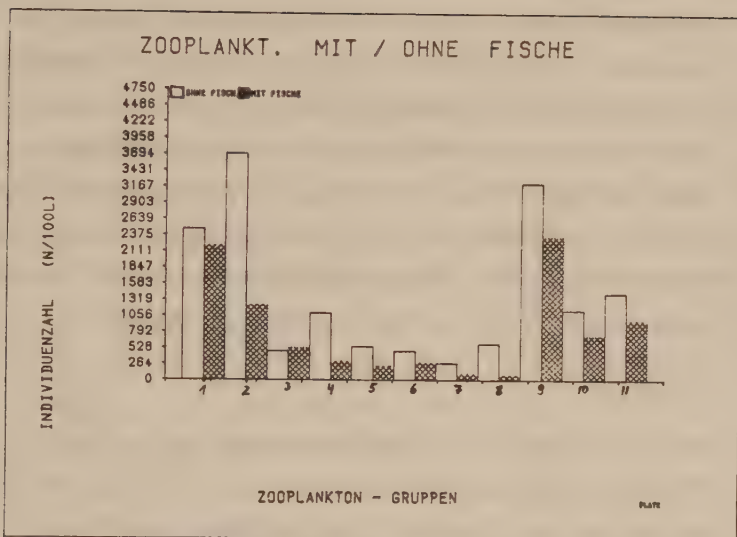


Abb. 8 b

1. Daphnia, Cerodaph., Diaphan. iuv. 3. Diaptomus iuvenil, 5. Cyclops iuv.
 2. - " - adult 4. - " - adult 6. - " - ad.
 7. Bosmina iuv. 9. Rotatorien 10. Nauplien 11. Metanauplien
 8. - " - adult

Dabei ist zu beachten, daß die Gesamtzooplanktonwerte alle um schätzungsweise 200 mg/l zu niedrig sein dürften, da vor allem die sehr großen Leptodora Individuen, aber auch Bythotrophes und Polyphemus nicht quantitativ ausgewertet werden konnten. Würde man gar die Chaoborus-Larven, die nachts aus dem Sediment aufsteigen, mit einbeziehen, wären die Werte noch höher. Bei der Betrachtung des Phytoplanktons sind sie jedoch von untergeordnetem Interesse, da sie überwiegend bereits zur dritten Trophieebene gehören.

Diskussion

Vergleicht man die Zooplanktonwerte der unterschiedlich gedüngten Becken mit den Seewerten, so ist festzustellen, daß nur im einmal gedüngten Becken Individuenzahl und Biomasse meist deutlich höher sind. Die Daten der anderen Becken liegen im Durchschnitt sogar leicht unter den Seewerten. Zwei Faktoren dürften dabei die wichtigste Rolle spielen. Einmal folgt das Zooplankton in seiner Entwicklung der Dynamik der Algen, die als Futter in Frage kommen. Diese Koppelung erfolgt mit unterschiedlicher Verzögerung. Bei Rotatorien rechnet man meist mit einer Phasenverschiebung von etwa fünf Tagen. Bei Phyllopoden kann sie entsprechend der längeren Entwicklungsdauer bis zu zwei Wochen betragen. Bei den Carnivoren (Cyclops) ist die Verschiebung wegen der weiteren zwischengeschalteten Trophieebene unter Umständen noch länger. Die Zeitverzögerung des

Zooplanktonanstiegs gegenüber der Phytoplanktonentwicklung ist auch als Grund zu sehen, warum in den einmal gedüngten Becken die Zooplanktonbiomasse so deutlich höher ist als in den neunmal gedüngten. In ersteren liegt das Phytoplanktonmaximum früher und so folgt das Zooplankton entsprechend in seiner Entwicklung. Hätten die Versuche über einen längeren Zeitraum fortgesetzt werden können, so wäre sicher auch in den gleichmäßig (neunmal) gedüngten Becken die Zooplanktonbiomasse noch gestiegen. Der dadurch zu erwartende, höhere "grazing"-Druck würde jedoch, wie an anderer Stelle erwähnt, nichts mehr an der Tatsache ändern, daß in den kontinuierlich gedüngten Becken die höchste Phytoplanktonbiomasse produziert wird. Ja, es steht nicht einmal fest, ob die Phytoplanktonbiomasse durch die höhere Zooplanktonbiomasse überhaupt abnehmen würde. Für eine derartige Stabilisierung trotz Zooplanktonzunahme gibt es eine Reihe von Hinweisen. Im komplexen System See gibt es nicht nur den einfachen "Räuber-Beute-Zusammenhang" (grazing), sondern eine sehr große Zahl von Faktoren, die zur Koexistenz beitragen bzw. die Populationsgröße beeinflussen können (JACOBS, 1979).

So weisen LARROW & McNAUGHT (1978) auf die für das Phytoplankton stimulierende Wirkung des Zooplanktons hin. Da etwa 35-60 % des Phosphorgehaltes der Zooplankter pro Tag ausgeschieden werden können (bei Rotatorien bis 200 %), ist die Primärproduktion positiv korreliert mit dem grazing

(LEHMAN, 1980). Andere Autoren, die übereinstimmend die Bedeutung des "kleinen" Nährstoffkreislaufs im Epilimnion betonen, schreiben zwar den wichtigeren Teil den Bakterien zu (JACOBSEN, 1978), jedoch dürfte der Anteil von See zu See verschieden sein. Zwar kann es sein, daß die erhöhte Sterberate, trotz ihrer positiven Korrelation zur Produktion (KNOECHEL & KALFF, 1978) sich auf Fluktuationen der Populationsgröße auswirkt, aber es darf jedenfalls als nachgewiesen gelten, daß durch die Beschleunigung des Nährstoffkreislaufs durch das Zooplankton (die Nährstoffe werden überwiegend in leicht verwertbarer Form ausgeschieden) die Phytoplanktonproduktion steigt, auch wenn dies nicht für die Biomasse zutreffen muß (LAMPERT & SCHÖBER, 1978). Auch diese Autoren weisen auf eine Reihe von Faktoren hin, die gegen eine einfache "Räuber-Beute-Beziehung" sprechen. So kontrolliert Cyclops durch seine ebenfalls stärkere Zunahme eine wachsende Daphnienpopulation. Allerdings übt er bei relativer Zunahme auch eine gewisse Eigenkontrolle aus, indem er kannibalisch von den zahlmäßig bedeutender werdenden, eigenen Jungtieren lebt. Konkurrenzfaktoren auf verschiedenen Gebieten spielen eine Rolle. Beispielsweise haben Daphnien höhere Filterraten und die Möglichkeit, ein breiteres Algenspektrum zu fressen als Diaptomiden. Dafür werden sie jedoch selektiv von Fischen gefressen, sind schlechtere Nahrungsverwerter, etc.

Diese Darstellung einiger Beispiele für die komplizierte Vernetzung diene als Erklärung, warum meist keine gute Korrelation zwischen Phytoplankton und Zooplankton im einzelnen zu erwarten ist. Bestenfalls erhält man deshalb meist, wie im vorliegenden Fall, mehr oder weniger lose Summenzusammenhänge.

Ähnliches gilt sicher auch bei Einbeziehung der Fische. Neben dem unbestritten eutrophierenden Einfluß (schnelles Nährstoff-recycling; Mindern des grazing) wirken auch gegenläufige Komponenten (Carnivoren werden ebenfalls dezimiert, z.T. vermutlich stark selektiv (Leptodora, Cyclops)). Obwohl bei nur zwei Versuchen (mit und ohne Fische) natürlich keine echte Aussage gemacht werden kann, sprechen die teilweise gegenläufigen Ergebnisse der beiden Versuche doch dafür, daß der Einfluß der Fische nicht sehr groß ist, zumindest bei der für den See "normalen" Fischdichte.

Als letzter Punkt bleibt das auf den ersten Blick ungewöhnliche Ergebnis der "Umkehrung" der Nahrungspyramide. Im See befindet sich im Mittel etwa viermal soviel Herbivorenbiomasse wie Phytoplankton. Da man außerdem annehmen darf, daß das Zooplankton zum Körperaufbau etwa die zehnfache Menge seines Eigengewichtes fressen muß (allerdings ist zu berücksichtigen, daß der Trockengewichtanteil des Phytoplanktons etwa doppelt so hoch ist wie beim gleichen Frischgewicht Zooplankton), bleibt nur der Schluß, daß das Phytoplankton wesentlich höhere Produktionsraten haben muß.

Nach dieser stark vereinfachten Rechnung müßte es etwa zwanzigmal schneller als das Zooplankton produzieren. Daß diese Verhältnisse nicht ungewöhnlich sind, weiß man bereits seit RUTTNER (1938), der eine Reihe von Seen diesbezüglich untersucht hat. NAUWERCK (1963) fand im See Erken Phytoplankton:Zooplanktonwerte zwischen 0,04 und 0,78. Auch die von mir durchgeführten (C^{14}) Produktionsmessungen sprechen für die Richtigkeit der Ergebnisse. Bei schönem Wetter kommt man auf Verdoppelungszeiten der Algen von etwa 8 Stunden. Da das Zooplankton bevorzugt z.B. kleine Kryptomonaden und Chrysomonaden frißt, deren "turnover" noch deutlich kürzer sein kann, sind die Biomasseverhältnisse also durchaus verständlich.

Aber auch ein Vergleich der Phytoplankton:Zooplankton-Verhältniszahlen unter den verschiedenen Düngebedingungen ist interessant. Nimmt man den Wert des Referenzbeckens (VG) oder des Sees als Ausgangswert, so sieht man, daß bei kontinuierlicher Düngung (neunmal) das Verhältnis zu Gunsten des Phytoplanktons verschoben ist. Durch das langsame Anlaufen der erhöhten Primärproduktion und das Ansteigen der Phytoplanktonbiomasse bis zum Schluß, konnte die Zooplanktonbiomasse wegen der systemimmanenten Zeitverzögerung nicht gleichwertig folgen. Bei einmaliger Düngung ist die Phytoplanktonbiomasse schon zu einem frühen Zeitpunkt innerhalb der Versuche im Maximum. Die verzögert folgende Zooplanktonbiomasse ist gerade zu Versuchsende hoch, wenn das Phytoplankton schon wieder abgenommen hat. Die Biomasseverhältnisse sind deshalb in die andere Richtung verschoben.

Abb. 9

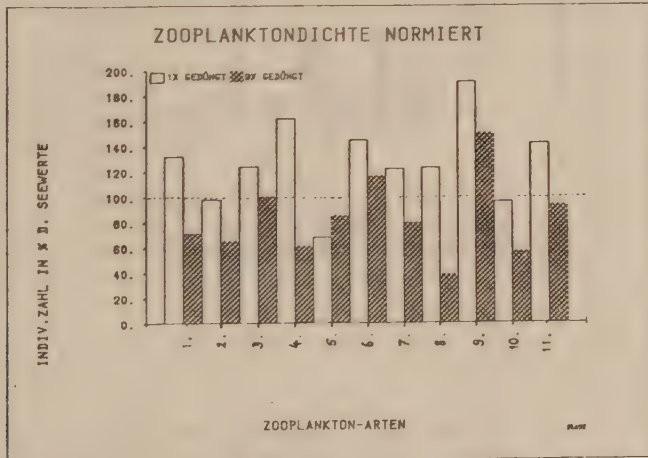
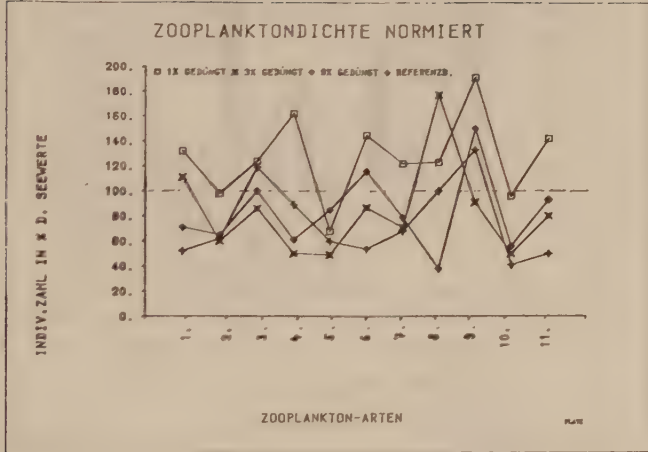


Abb. 10

- | | | |
|--|-------------------|------------------|
| 1. Daphnia, Cerodaph., Udiaphanosoma / iuvenil | 3. Diaptomus iuv. | 5. Cyclops iuv. |
| 2. " " " " / adult | 4. " " ad. | 6. " " ad. |
| 7. Bosmina iuv. | 9. Rotatorien | 10. Nauplien |
| 8. " " ad. | | 11. Metanauplien |

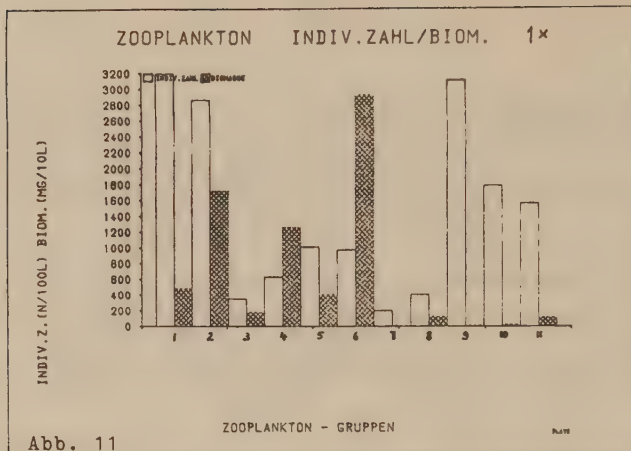


Abb. 11

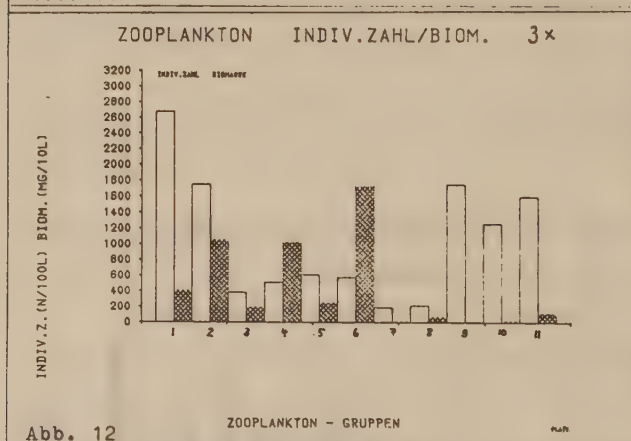


Abb. 12

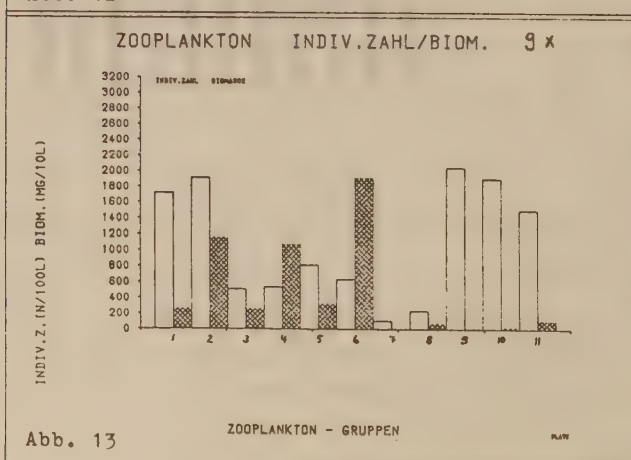
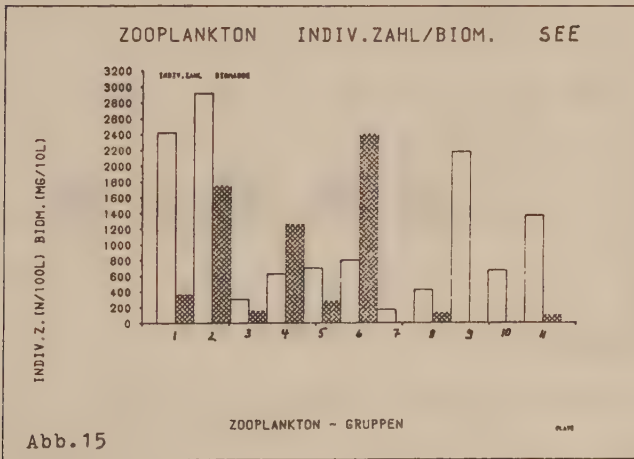
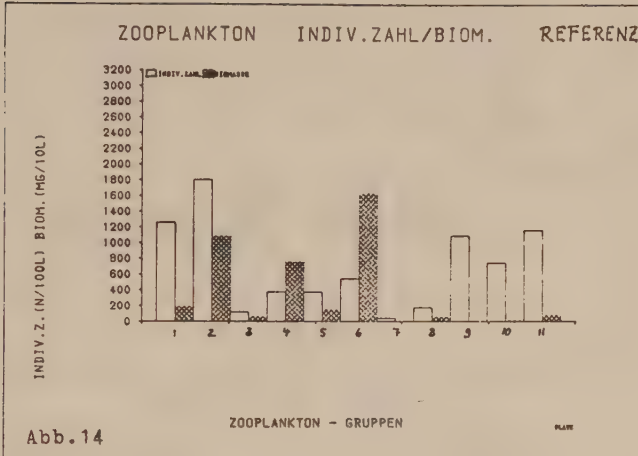
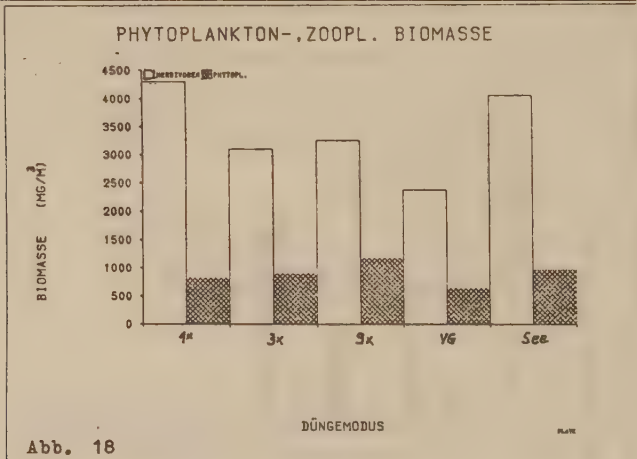
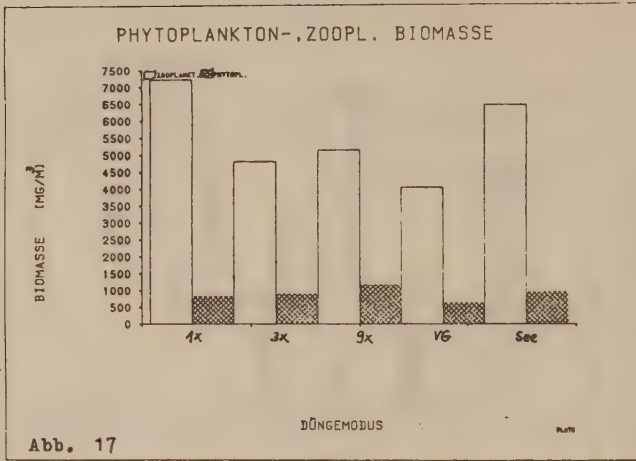


Abb. 13



- | | | |
|---|-------------------|------------------|
| 1. Daphnia, Cerodaph., Diaphanosoma / iuvenil | 3. Diaptomus iuv. | 5. Cyclops iuv. |
| 2. " " " / adult | 4. " " ad. | 6. " " ad. |
| 7. Bosmina iuv. | 9. Rotatorien | 10. Nauplien |
| 8. " " ad. | | 11. Metanauplien |



Tab. 5 Mittel d. Biomasseverhältnisse von Phyto- u. Zooplankton am Ende der jeweiligen Versuche

Düngen- modus	Phytoplankton (mg / m ³)	Zooplankton (mg / m ³)	Herbivoren (mg / m ³)	Phytop. : Zoop.	Phytop. : Herbiv.
1 x	822	7 227	4 302	0.11	0.19
3 x	895	4 819	3 100	0.19	0.29
9 x	1 173	5 155	3 250	0,23	0,36
VG	639	4 005	2 376	0.16	0.27
See	966	6 456	4 047	0.15	0.24

3.4 Phosphat-Aufnahmegeschwindigkeit

Es wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt, die Aussagen über die Aufnahmegeschwindigkeit des in Form von Natriumdihydrogenphosphat ($\text{Na H}_2\text{PO}_4 \cdot 2 \text{ H}_2\text{O}$) zugegebenen Phosphors zulassen sollten. Dabei wurde nicht mit radioaktiv markiertem Phosphor gearbeitet, wie dies bei den meisten Untersuchungen mit ähnlicher Fragestellung der Fall war, sondern es wurde die Abnahme des SRP im Wasser registriert. Diese Methode ist im vorliegenden Fall zulässig, wenn man davon ausgeht, daß zu den Zeiten der Versuche der natürliche SRP nur in einer Konzentration zwischen 0 und $1 \mu\text{g/l}$ vorlag. Die Versuche wurden zu verschiedenen Jahreszeiten (Hochsommer und Herbst) und daraus folgend, unter recht unterschiedlichen Bedingungen durchgeführt. Bei dem Experiment, das Anfang August 1978 in zwei verschiedenen Tiefen durchgeführt wurde, war die Wassertemperatur in 2 m Tiefe $21,0^\circ \text{C}$, in 6 m Tiefe $18,8^\circ \text{C}$. Vormittags nach Versuchsbeginn war der Himmel $10/10$ bewölkt (nach Regen); der Wind wehte mit 3,5-4 Windstärken aus West. Mittags erfolgte eine Aufhellung auf $9/10$ Bewölkung, die im Laufe des Nachmittags bis auf $5/10$ ging. Die Phytoplanktonbiomasse war mit $1\,800 \text{ mg/m}^3$ ungewöhnlich hoch. Beim anderen Versuch am 19.10 betrug die Biomasse dagegen nur 530 mg/m^3 . Die Bewölkung war $0/10$ bei 0,5 Windstärken aus Ost-Nordost. Die Temperatur betrug nur $11,1^\circ \text{C}$ in 1 m und $11,0^\circ \text{C}$ in 3 m Tiefe. Die mittlere spezifische Transmission am 9.8. betrug

im für die Photosynthese relevanten Bereich ca 52 %, am 19.10. ca 64 %. Die Strahlungsenergie wechselte sehr stark in Abhängigkeit von Tageszeit und Bewölkung. Die mit einem Quantenradiometer der Fa. Lamda gemessene maximale Einstrahlung betrug am 9.8. 1 cm unter der Wasseroberfläche $1\,551\,\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Unter Berücksichtigung des optischen Schwerpunktes der Transmission, der im Seeoner See meist bei 550 nm liegt, entspricht dieser Wert ca $337\,\text{W m}^{-2}$ oder 79 411 lux.

Diese erheblichen Unterschiede der Umgebungsbedingungen wirkten sich in den Aufnahmegeschwindigkeiten aus. Die Ergebnisse lassen sich aus Tab. 6 und Abb. 19 und 20 ablesen. Wie daraus zu ersehen ist, wird das anorganische Phosphat überaus schnell während der ersten Minuten und Stunden aufgenommen, was nach den einschlägigen Untersuchungen auch zu erwarten war. Dann beginnt die Aufnahmekurve allerdings deutlich abzuflachen und nähert sich schließlich fast asymptotisch dem Bereich zwischen 0 und $2\,\mu\text{g/l}$ SRP.

Es gibt Befunde, die dafür sprechen, daß die Phosphataufnahme weder einfach linear, noch exponentiell erfolgt, sondern daß, vor allem durch anorganische Komplexbildung, die Phosphor-Aufnahmekinetik zweiphasig ist (LEAN & RIGLER, 1974).

Ob der kurzzeitige Anstieg an SRP kurz nach Beginn der Experimente echt ist oder aufgrund der Streuung der Daten nur vorgetäuscht wird, kann bei so wenigen Experimenten nicht entschieden werden. Allerdings wurde eine ähnliche Erscheinung bei Phosphatzugabe zu Labor-Monokulturen von

Ankistrodesmus nannoselenae beschrieben (STILLER et al., 1978). Ich zitiere aus dieser Arbeit: "Very unusual results were found during the early stages of the experiments ... during the next 3 to 5 minutes a decrease of ^{32}P in the algal cells was observed, followed by a further increase. A similar kinetic pattern was observed in experiments performed at several P levels with *Ankistrodesmus falcatus*." Da STILLER bei der zitierten Arbeit mit sehr viel kleineren Phosphor-Zugabemengen arbeitete (ca 5 % der von mir verwendeten Konzentration), wäre es denkbar, daß der Effekt sich bei größeren Mengen auch über eine längere Zeit erstreckt.

Aus den vorliegenden Experimenten kann nicht geschlossen werden, welche Umgebungsbedingungen in welchem Maße für die unterschiedlichen Aufnahmegeschwindigkeiten verantwortlich sind. Jedoch ist es keineswegs abwegig, daß zum Beispiel Licht ein durchaus wichtiger Steuerfaktor ist. Lichtabhängige Phosphatspiegelschwankungen sind schon seit langem bekannt (KANDLER, 1950). Umgekehrt weiß man, daß die intrazelluläre Phosphatkonzentration den Sättigungswert bzw. das Lichtoptimum von Algen beeinflusst (SENFT, 1978). Das Optimum für *Chlorella* liegt zum Beispiel bei einer Einstrahlung zwischen 0,75 und 6,0 $\text{E m}^{-2}\text{h}^{-1}$, während für *Anabaena* nur der Bereich von 0,75 bis 1,75 $\text{E m}^{-2}\text{h}^{-1}$ optimal ist. Am 9.8. lag der Wert unter der Oberfläche bei max. 5,58 $\text{E m}^{-2}\text{h}^{-1}$. Das bedeutet, daß *Chlorella* den optimalen Bereich schon ab der Oberfläche bis etwas unterhalb

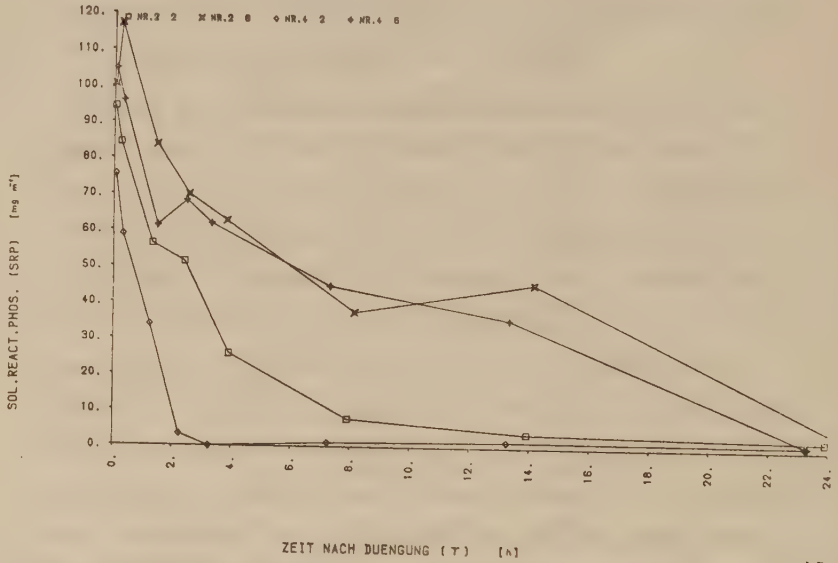
3 m gehabt hätte, während *Anabaena* erst unterhalb von 1,8 m ihr Optimum erreicht hätte.

Insgesamt kann festgestellt werden, daß die (Netto-)Phosphataufnahme innerhalb der ersten Minuten zwar schnell, aber nicht ganz so schnell geht, wie nach den Befunden von PETERS (1975) und RIGLER (1974) zu erwarten gewesen wäre, wobei aber die unterschiedliche Methodik zu beachten ist. Immerhin konnten unter bestimmten Bedingungen ca. 40 % des zugegebenen Phosphats innerhalb einer halben Stunde von den Algen inkorporiert werden. Dies entsprach einer größeren Phosphormenge, als vorher als Gesamtposphat vorhanden war. Nach ein bis vier Stunden waren etwa Dreiviertel des zugegebenen anorganischen Phosphats aufgenommen. Daß unter anderen Bedingungen diese Aufnahme aber stark verlangsamt sein kann, wurde ebenfalls gezeigt. In größerer Tiefe bzw. bei niedrigerer Temperatur und Strahlung können deshalb 50 % des zugegebenen Phosphats auch nach 12 Stunden noch in anorganischer Form, gelöst im Wasser vorliegen.

Inwieweit die Knicke in den Kurven eine reelle Bedeutung haben, kann bei der geringen Anzahl der Versuche nicht abgeschätzt werden. Da aber doch eine gewisse Parallelität vorliegt, wäre es denkbar, daß sie eine Folge der Teilungs- und Aufnahmerhythmik sind. So zeigten Kurven von *Scenedesmus*, *Chlorella* und *Navicula* besonders schnelle Phosphoraufnahme, bevor jeweils das Wachstum beginnt (LEAN & NALEWAJKO, 1976).

Abb.19

P-AUFNAHMEGESCHWINDIGKEIT 8.78



P-AUFNAHMEGESCHWINDIGKEIT 19.10.

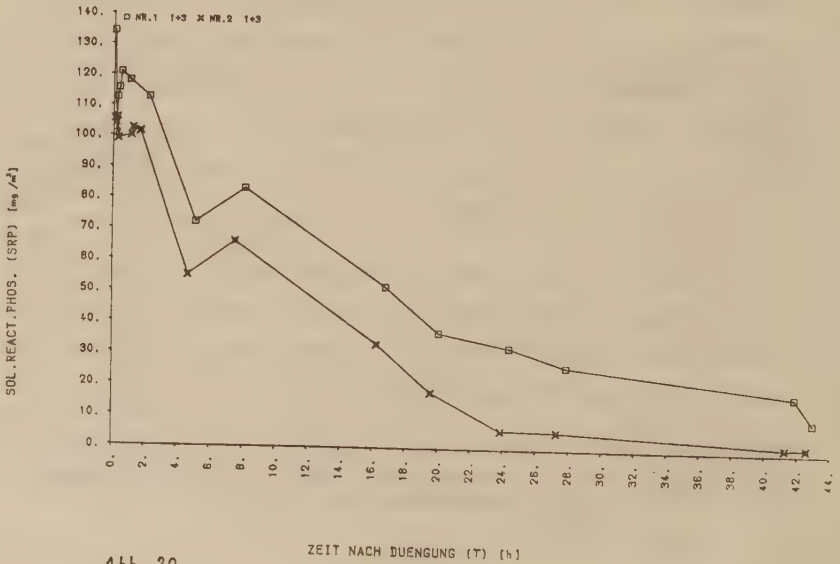


Abb. 20

3.5 Sedimentation

Die Sedimentation wurde während der Versuche jeweils innerhalb und außerhalb der Algenzuchtbecken gemessen. Der Zeitraum einer Messung war jeweils gleich dem Versuchszeitraum. Gemessen wurde der sedimentierte Gesamtphosphor. Da naheliegender ist, daß ein Teil des im Sediment enthaltenen Phosphors innerhalb der etwa vier Wochen Expositionszeit remineralisiert wird und in Lösung geht, wurde der Gesamteinhalt der Sedimentationsgefäße, das heißt auch der Überstand, in die Analyse einbezogen. So wird sichergestellt, daß wirklich der gesamte, im Sedimentationsgefäß enthaltene Phosphor erfaßt wird. Es besteht nicht nur die Möglichkeit der Remineralisation, sondern es ist auch denkbar, daß zum Beispiel an den Innenwänden der Sedimentfallen Algen wachsen, die ihren Phosphorbedarf aus dem Falleninhalt decken. Aus diesem Grunde wurden die Gefäße sorgfältig mechanisch gereinigt, um wirklich den Gesamteinhalt in die Analyse einzubeziehen. Tabelle 8 zeigt die Ergebnisse von fünf Versuchen. Auffällig hoch sind die Werte, die im See gemessen wurden. Sie liegen nicht, wie vielleicht erwartet, nahe denen des ungedüngten Referenzbeckens, sondern ähnlich wie die, der mit $100 \mu\text{g P/l}$ zusätzlich gedüngten Becken, ja meist sogar darüber. Eine Erklärung für diesen scheinbaren Widerspruch wird in der Diskussion versucht.

Datum	Becken Düngemodus	P im Wasser Anfang/Ende [µg/l]	P (Anfang) im Wasserinhalt d. Sedimentfalle [µg]	P (Ende) in Sedimentfalle [µg]	Δ P in fälle [µg]	sediment. P pro Liter Wasserseule [µg/l]	sediment. P pro m ² [mg/m ²]
24.6.- -4.8.78	1 x	18,9		777,7	756,6	39,2	275,1
	3 x	27,5		436,1	415,0	21,5	150,9
	3 x	24,2 28,3	21,1	353,1	332,0	17,2	120,7
	9 x	56,0		517,1	496,0	25,7	180,3
	VG	16,4		138,8	117,7	6,1	42,8
	See	26,6		1 677,0	1 655,9	85,8	602,1
5.8.- -8.9.78	1 x	27,9		700,5	677,4	35,1	264,3
	3 x	41,4		455,4	432,3	22,4	157,2
	3 x	26,6 39,7	23,1	374,4	351,3	18,2	127,7
	9 x	47,8		607,9	584,8	30,3	212,6
	VG	14,3		262,4	239,3	12,4	87,0
	See	19,9		283,7	260,6	13,5	94,8
8.9.- 3.10.78	1 x	21,7		513,3	496,0	25,7	180,3
	3 x	51,2		420,7	403,4	20,9	146,7
	3 x	55,7		457,3	440,0	22,8	160,0
	9 x	19,9 38,8	17,3	409,1	391,8	20,3	142,5
	VG	16,0		160,1	142,8	7,4	51,9
	See	22,0		765,1	748,6	38,8	272,3
8.7.- -4.8.77	1 x	30,5		655,4	627,3	32,5	228,1
	3 x	41,6		537,6	509,5	26,4	185,3
	9 x	32,3 49,9	28,1	429,6	401,4	20,8	145,9
	VG	10,0		277,1	249,0	12,9	90,5
	See	17,5		804,0	775,9	40,2	282,1
1.9.- -4.10.77	1 x	24,8		469,3	447,8	23,2	162,8
	3 x	49,6		326,4	304,9	15,8	110,9
	9 x	24,7 51,6	21,5	293,6	272,1	14,1	98,9
	VG	11,1		181,7	160,2	8,3	58,2
	See	25,1		691,2	669,7	34,7	243,5
20.10.- -22.11.77	1 x	29,6		507,0	484,4	25,1	176,1
	3 x	39,1		377,7	355,1	18,4	129,1
	9 x	26,0 54,5	27,6	261,9	239,3	12,4	87,0
	VG	12,2		167,4	144,8	7,5	52,6
	See	27,8		282,3	559,7	29,0	203,5

Tab.8 Phosphorverlust durch Sedimentation

Der Phosphor innerhalb eines Versuchsbeckens liegt dynamisch in verschiedener Form vor. Die einzelnen Anteile verschieben sich laufend, jedoch sollten beim Bilanzieren die Summen jeweils gleich sein.

Eine Arbeitshypothese zum Phosphathaushalt in einem Algenzuchtbecken lautet dann:

$$P_T = P_E + P_W + P_S$$

P_T setzt sich aus dem gemessenen P_A + dem zugegebenen Phosphor P_Z zusammen. P_E und P_S wurden ebenfalls gemessen.

So ist P_W zu berechnen:

$$P_W = P_A + P_Z - P_E - P_S = P_T - P_E - P_S$$

Im folgenden soll nun P_W nach dieser Formel berechnet werden (Tab. 9).

Beim Wandaufwuchs wurde jeweils noch die Biomasse (Bm_W) bestimmt. Sie ist ebenfalls in der Tabelle vermerkt. Zum Vergleich wurde neben diese Berechnung der partikuläre Phosphor des Seston gestellt (Versuchs-Endwert, P_{pE}), der zum überwiegenden Teil in Phytoplankton inkorporiertes Phosphat sein dürfte, sowie die zugehörige Phytoplanktonbiomasse (Bm_P) (Frischgewicht).

F_{Bq}	Becken - Querschnittsfläche:	$2,86 \text{ m}^2$
F_{Sq}	Sedimentfallen - Querschnittsfläche	$27,5 \text{ cm}^2$
	Becken - Volumen	24 m^3
	Becken - Volumen 0 - 7 m	20 m^3
P_A	Gesamt - Phosphormenge im Wasser eines Beckens am Anfang eines Versuchs	
P_E	Gesamt - Phosphormenge im Wasser eines Beckens am Ende eines Versuchs	
P_W	Phosphormenge im Wandaufwuchs am Ende eines Versuchs	
P_Z	im Zuge der künstlichen Düngung zugegebener Phosphor (in allen Versuchen der gleiche Wert: $P_Z = 2 \text{ g/Becken (0 - 7 m)}$)	
P_T	Gesamtmenge an Phosphor, die zu Anfang eines Versuchs im Becken- wasser war + durch Düngung bis zum Schluß eines Versuchs zugege- bene Menge	
P_S	Phosphor - Menge, die in 7 m Tiefe durch den gesamten Beckenquer- schnitt sedimentiert (2 der Wassersäule von 0 - 7 m durch Sedi- mentation entzogene P - Menge); im Folgenden sollen alle Größen nur auf die oberen 7 m eines Versuchsbeckens bezogen sein:	
	$P_S = \Delta P \cdot \frac{F_{Bq}}{F_{Sq}} = \Delta P \cdot \frac{286}{0,275} = \Delta P \cdot 1040$	
ΔP	Phosphormenge innerhalb einer Sedimentfalle am Ende eines Ver- suchs, abzüglich der Menge, die beim Aufstellen der Sedimenta- tionsgefäße im einströmenden Umgebungswasser enthalten ist;	
B_{Wf}	Biomasse des Wandaufwuchses (frischgewicht)	
B_{Pf}	Biomasse des Phytoplanktons (frischgewicht)	
P_{PE}	Phosphormenge im Plankton am Ende eines Versuchs (näherungs- weise bestimmt als partikulärer Phosphor)	

Datum	Becken Düngemodus	P _A mg	P _E mg	P _S mg	P _T mg	P _W mg	Bm ₁ mg	P _{PE} mg	Bm _p mg
24.6.-	1 x		378	787		1 319	134 560	156	9 720
	3 x		550	432	2 484	1 502	69 890	262	12 480
-4.8.78	3 x	484	566	345		1 573	90 170	310	12 660
	9 x		1 120	516		848	38 790	338	19 620
	VG		328	122		34	25 840	62	12 600
	See		532	1 722	484			238	13 360
5.8.-	1 x		558	704		1 270	94 530	369	13 420
	3 x		828	450	2 532	1 254	49 330	591	17 740
-8.9.78	3 x	532	794	365		1 373	71 650	533	18 240
	9 x		956	608		968	27 910	650	23 380
	VG		286	249		3	17 160	161	7 130
	See		398	271	532			263	14 710
8.9.-	1 x		434	516		1 448	116 910	230	20 580
	3 x		1 024	420	2 398	954	60 890	528	21 700
-3.10.78	3 x	398	1 114	458		826	39 170	604	12 480
	9 x		776	407		1 215	37 530	338	18 140
	VG		320	149		71	18 820	142	17 280
	See		440	779	398			228	23 200
8.7.-	1 x		610	652		1 384	120 640	346	14 620
	3 x		832	530	2 646	1 284	54 540	458	12 800
-4.8.77	9 x	646	998	417		1 231	40 110	516	23 420
	VG		200	259		187	17 200	100	4 960
	See		350	807	646			188	7 740
1.9.-	1 x		496	466		1 532	165 530	302	17 260
	3 x		992	317	2 494	1 185	86 560	578	24 020
-4.10.77	9 x	494	1 032	283		1 179	52 320	570	35 620
	VG		222	167		105	14 780	126	6 560
	See		502	696	494			294	10 200
20.10.-	1 x		592	504		1 424	82 760	396	21 310
	3 x		782	369	2 520	1 369	42 180	510	18 740
-22.11.77	9 x	520	1 090	249		1 181	22 790	644	88 670
	VG		244	151		125	19 520	197	1 880
	See		556	582	520			396	23 630
Mittel-	1 x		511	605		1 396	119 155	300	16 151
werte	3 x		831	410		1 258	62 709	486	16 763
	9 x		995	406		1 104	36 575	509	34 808
	VG		267	183		87	18 887	131	8 402
	See		463	810				268	15 473
Prozentualer Anteil									
	1 x					P _W von Bm _W %		P _{PE} von Bm _p %	
	3 x					1,17		1,86	
	9 x					2,01		2,90	
Mittel-	9 x					3,02		1,46	
werte	VG					0,46		1,56	
	See							1,73	

Tab.9 Bilanzierung des Phosphats im Wandaufwuchs

3.6 Wandaufwuchs

Da die Phytoplanktonentwicklung, die im Zentrum der Fragestellung stand, in Konkurrenz zu den benthischen Algen an den Beckenwänden steht, mußten auch diese kontrolliert werden. Die Länge der einzelnen Versuche wurde so begrenzt, daß der Aufwuchs noch keine zu dominierende Rolle spielen konnte. Der Beginn einer massiven benthischen Algenentwicklung ist sehr einfach makroskopisch zu beobachten. Die Aufwuchsentwicklung ist natürlich kein linearer Vorgang. Sie scheint eher einer exponentiellen Funktion angenähert, deren Beginn überdies bis zu einer gewissen Erstbesiedlung verzögert ist (SCHELSKE et al., 1972). So bleiben die Beckenwände während des Großteils der Versuchsdauer so gut wie unbesiedelt, um dann am Ende der Versuche sehr schnell zuzuwachsen. Dies bedingte dann jeweils den Abbruch der Versuche. Auch die unterschiedliche Versuchsdauer ist ein Resultat dieses Vorgangs. Die Endwerte wurden zudem jeweils in ihrer Biomasse quantifiziert. Dies geschah durch Auszählen + Volumenbestimmung im Umkehrmikroskop ohne detailliert nach Arten zu unterscheiden. Die Ergebnisse dieser Frischgewichtsbestimmungen finden sich in Tab. 10.

Datum	Becken- Nüngenmodus	Biomasse - Wandauf- wuchs / m ² mg	Biom. - Wandaufwuchs pro m ³ Beckeninhalt mg	Wandaufwuchs Phytoplankton
24.6. - -4.8.78	1 x	2 651	5 607	13,8
	3 x	1 358	2 912	5,6
	3 x	1 803	3 757	7,1
	9 x	776	1 616	2,0
	VG	517	1 077	2,1
5.8. - -8.9.78	1 x	1 891	3 939	7,0
	3 x	987	2 055	2,8
	3 x	1 433	2 985	3,9
	9 x	558	1 163	1,2
	VG	343	715	2,4
8.9. - -3.10.78	1 x	2 338	4 871	5,7
	3 x	1 217	2 537	2,8
	3 x	783	1 632	3,1
	9 x	751	1 564	2,1
	VG	376	784	1,1
8.7. - 4.8.77	1 x	2 413	5 027	8,3
	3 x	1 091	2 273	4,3
	9 x	802	1 671	1,7
	VG	344	717	3,5
1.9. - 4.10.77	1 x	3 311	6 897	9,6
	3 x	1 731	3 607	3,6
	9 x	1 064	2 180	1,5
	VG	296	616	2,3
20.10. - -22.11.77	1 x	1 655	3 448	3,9
	3 x	844	1 758	2,3
	9 x	456	950	0,3
	VG	390	813	10,4
Mittel- werte	1 x	2 383	4 965	7,4
	3 x	1 254	2 613	3,7
	9 x	732	1 524	1,1
	VG	378	787	2,2

Tab. 10 Biomasse (Frischgewicht) Wandaufwuchs

3.7 Abhängigkeit der Algenpopulationen von abiotischen Faktoren und gegenseitige Beeinflussung

Die wichtigsten Algen wurden zu Stämmen zusammengefaßt (lediglich die Chlorophyta wurden in die beiden Klassen Chlorophyceae und Zygnemaphyceae (= Conjugatophyceae) unterteilt) und miteinander sowie mit sechs anderen Parametern korreliert. Tab. 11 zeigt, daß bei der einfachen Korrelation (keine Variablen konstant gehalten/ Pearson-K.) bei 78 möglichen, 47 Wertepaare miteinander korreliert sind (95 % Wahrscheinlichkeit), davon 34 hochsignifikant (99,9 %). *

Bei der folgenden Diskussion sollen wegen des umfangreichen Materials nur die hochsignifikanten Fälle behandelt werden, die mit den statistisch labileren Signifikanzen nur in Ausnahmefällen.

Aus der einfachen Korrelation kann man nicht ohne weiteres erkennen, ob diese Korrelationen "echt", das heißt unmittelbar sind, oder ob sie hauptsächlich von einem oder wenigen Faktoren gesteuert werden. Immerhin wäre es beispielsweise denkbar, daß Sonnenscheindauer und gelöster Phosphor zusammen die gesamte Algengesellschaft so synchron beeinflußt, daß eine strenge Korrelation zwischen den Biomassen der Algenpopulationen entsteht, für die jedoch nicht direkte zwischenartliche Faktoren maßgeblich sind, sondern solche äußeren Taktgeber. In den folgenden Tabellen 12 bis Tab. 16 werden deshalb die Ergebnisse partieller Korrelationen dargestellt, bei denen einzelne Parameter oder

* 176 Meßwerte

		PARTIELLE KORRELATIONEN =====											(Korrelationskoeffizienten)	
Biomasse	Sonne	Kontrollierte Variable: keine												
		Bewölkung	Temperatur	P löslich	P partikul.	Cyanophyta	Bacillario.	Chrysophyt.	Dinophyta	Cryptophyt.	Chlorophyceae			
Biomasse														
Sonne	-.191													
Bewölkung														
Temperatur		.340	.718											
P löslich	.398													
P partikul.	.382			.717										
Cyanophyta	.710	-.195		-.138	.342	.345								
Bacillario.	.360	-.264	.264			.153								
Chrysophyt.				-.216				-.372						
Dinophyta	.373	.178	.445	.598										
Cryptophyt.	.553		.366	.256	.513	.403	.431		.337	.314				
Chlorophyc.	.463	-.742	.136	.209	.186		.660	-.450	.177	-.148				
Zygnemaphy.	.144		.727	.629	.493	.288		.406	-.352	.353			.523	

Tab. 11

		PARTIELLE KORRELATIONEN =====											(Korrelationskoeffizienten)
Biomasse	Sonne	Kontrollierte Variable:										Biomasse	
		Bewölkung	Temperatur	P löslich	P partikul.	Cyanophyta	Bacillario.	Chrysophyt.	Dinophyta	Cryptophyt.	Chlorophyceae		
Biomasse													
Sonne													
Bewölkung													
Temperatur													
P löslich													
P partikul.													
Cyanophyta													
Bacillario.													
Chrysophyt.													
Dinophyta													
Cryptophyt.													
Chlorophyc.													
Zygnemaphy.													

Tab. 12

PARTIELLE KORRELATIONEN

(Korrelationskoeffizienten)

Biomasse	Kontrollierte Variable: Biomasse										
	Sonne	Bewölkung	Temperatur	P löslich	P partikul.	Cyanophyta	Bacillario.	Chrysophyt.	Dinophyta	Cryptophyt.	Chlorophyceae
Biomasse											
Sonne											
Bewölkung											
Temperatur	.330	.728									
P löslich	.146										
P partikul.				.666							
Cyanophyta											
Bacillario.	-.213	.261				-.560					
Chrysophyt.			-.211			.290	-.426				
Dinophyta											
Cryptophyt.											
Chlorophyc.	.274	.457	.685	.363		-.341		-.140			
Zygnemaphy.	.147	.402	.370	.383	.249		-.286	.360	.140		
						-.478	.596	-.544		-.546	
						-.269	.384	-.366	.326		.520

Tab. 15

PARTIELLE KORRELATIONEN

(Korrelationskoeffizienten)

Biomasse	Kontrollierte Variable: Sonne Bewölkung Temperatur P löslich										
	Sonne	Bewölkung	Temperatur	P löslich	P partikul.	Cyanophyta	Bacillario.	Chrysophyt.	Dinophyta	Cryptophyt.	Chlorophyceae
Biomasse											
Sonne											
Bewölkung											
Temperatur											
P löslich											
P partikul.											
Cyanophyta	.599										
Bacillario.	.346					-.299					
Chrysophyt.						.215	-.479				
Dinophyta											
Cryptophyt.											
Chlorophyc.						-.335	-.167	.411	.144		
Zygnemaphy.						-.182	.432	-.400		-.281	.654

Tab. 16

mehrere gleichzeitig konstant gehalten werden. Diese Methode hat theoretische und praktische Grenzen. So ist es weder sinnvoll (wachsende Fehler) noch wegen des immensen Rechenaufwandes ohne weiteres vertretbar, beliebig viele Variable gleichzeitig festzuhalten. Innerhalb des SPSS-Programms (siehe "Methoden") kann dies am Leibniz-Rechenzentrum mit maximal fünf Größen gleichzeitig geschehen.

Vergleicht man die Korrelationsfaktoren gleicher Parameterpaare in den Tab. 11-16, so erkennt man, daß sich durchaus Verschiebungen ergeben. Klammert man beispielsweise die Klimafaktoren Sonnenscheindauer, Bewölkung und mittlere Lufttemperatur aus, so wird die negative Korrelation zwischen Chrysophyceen und Diatomeen etwas höher ($-372 \rightarrow -476$), die Korrelation zwischen Dinophyten und Cryptophyten dagegen niedriger. Die meisten Verschiebungen bleiben allerdings in einem nicht sehr weiten Rahmen, auch wenn einige Korrelationen erst durch diese Manipulation als signifikant erkennbar werden, bzw. andere ihre Signifikanz verlieren. In keinem Falle kommt es aber vor (auch nicht bei fünf kontrollierten Variablen), daß eine hochsignifikante negative Korrelation beim partiellen Korrelieren etwa zu einer hochsignifikanten positiven wird, oder umgekehrt.

Es zeigen sich bei der Korrelation der Gruppen miteinander folgende Ergebnisse:

Die Blaualgen sind außer mit den Cryptophyten mit allen Gruppen korreliert. Eine positive Korrelation besteht nur

zu den Chrysophyten, denen sie aber teilweise jahreszeitlich aus dem Wege gehen, die Korrelationen zu allen anderen Stämmen bzw. Klassen sind negativ. Die Bacillariophyta scheinen sich (einseitig oder gegenseitig) nicht gut mit Chryso- und Cryptophyceen zu vertragen, während zu den Chlorophyten ein positiver Zusammenhang besteht. Die Gruppe der Chrysophyta, die ihre höchsten Individuenzahlen meist im Frühjahr und Frühsommer erreicht, ist nur mit den Cryptophyta positiv korreliert, während andere Korrelationen, insbesondere zu den Chlorophyceae stark negativ sind.

Da die Chlorophyceae und die Zygnemaphyceae sich besonders in den Vorversuchen sehr unterschiedlich zu verhalten schienen, wurde die Korrelationsanalyse innerhalb der Chlorophyta für diese beiden Klassen getrennt durchgeführt. In ihrem Summenverhalten zeigten sie sich dann aber doch als überaus ähnlich. Sie sind sehr hoch miteinander korreliert und jeweils gleichzeitig positiv und negativ zu den übrigen Gruppen. Die Dinophytae sind statistisch teilweise etwas problematisch. Die meisten Arten gehören zu den ausgesprochen großen Formen des Phytoplanktons und können mit einer nicht zu vernachlässigenden Biomasse bereits bei relativ niederen Individuenzahlen vorliegen. Auf die Problematik, die durch nur periodisch auftretende Formen in diesem Zusammenhang entsteht, wird später bei der Behandlung der Einzelarten noch eingegangen.

Um die Vielzahl der Zusammenhänge übersehbar zu machen, mußte die Komplexität bei der Auswertung reduziert werden. Dies geschah unter anderem durch eine zeitliche Viertelung der Versuche und das Mitteln der diversen Meß- und Zählraten innerhalb der Viertel. Da sich aber, wie schon erwähnt, in den ersten Versuchstagen nur geringe Verschiebungen ergaben, wurde anstelle des Mittelwertes des ersten Viertels meist der Anfangswert aufgetragen. Diese lag-Phase ist keine spezifische Erscheinung der vorliegenden Versuche. SCHELSKE et al. (1972) beschrieben nach Nährstoffzufuhren (Plastikbehälter von 1 600 l Volumen) lag-Phasen von etwa einer Woche nach der Düngung. Dafür umfaßte das zweite Viertel einen etwas längeren Zeitraum von durchschnittlich etwas mehr als zwölf Tagen, die beiden letzten Viertel jeweils ca. neun Tage im Mittel. Trotz der unterschiedlichen Dauer von etwa neun bzw. zwölf Tagen gingen etwa gleichviele Werte in die einzelnen Abschnitte ein, da der Probenahmeabstand am Anfang wegen der empirisch gefundenen "Anlaufzeit" größer sein konnte. Außerdem ergaben sich leichte Zeitverschiebungen wegen der nicht ganz gleichlangen Versuchsdauer und des etwas schwankenden Probenahmeabstandes.

Den Ergebnissen der Phytoplanktonauswertung vorangestellt ist eine Graphik, in der der gelöste Phosphor und eine zweite, in der der partikuläre Phosphor gemittelt, im zeitlichen Verlauf dargestellt ist (Abb. 21, 22). Die Addition

der jeweiligen Werte beider Graphiken ergibt den Gesamtphosphor.

Wie man sieht, ist die prozentuale Aufteilung zwischen gelöstem und partikulärem Phosphor sehr konstant innerhalb der verschieden gedüngten Versuchsbecken und im See. Dies gilt jedoch sicher nur für ein und denselben See und nur bei gleicher Methodik. In der Literatur sind durchaus unterschiedliche Werte für den prozentualen Anteil der Phosphatfraktionen zu finden, die aber häufig weitgehend seespezifisch sind. Wichtig ist außerdem, mit welcher Filterart und Porengröße gearbeitet wurde, weil auch daraus sehr unterschiedliche Werte für den gelösten Anteil, relativ zum partikulären Phosphor resultieren (RIGLER, 1964; LEAN, 1976).

Für den See ergeben sich (wie zu erwarten) sehr konstante Phosphorwerte. Dagegen sinkt der Phosphatgehalt im ungedüngten Referenzbecken kontinuierlich ab. Einer Erklärung bedarf der Umstand, daß die gemessene Phosphorsumme in den gedüngten Becken am Ende der Versuche nicht gleich ist, obwohl nach gleichen Anfangsbedingungen die gleiche Gesamtmenge zugegeben wurde. Die Werte des Beckens mit der kontinuierlichsten Düngung liegen meist am höchsten, nicht viel niedriger sind die Werte der dreimal gedüngten Becken, während die nur einmal gedüngten jeweils am Schluß den niedrigsten Gesamtphosphorwert aufweisen. Da in die Daten der beiden Graphiken (Abb. 21, 22) der gesamte Phosphor im Wasserkörper eingeht, egal ob anorganisch oder

organisch, gelöst oder an Partikel und Organismen gebunden, bleiben nur zwei Erklärungen für die niedrigeren Werte der seltener gedüngten Becken, insbesondere der nur einmal gedüngten. Der fehlende Phosphor muß entweder an die Wände absorbiert bzw. vom dort befindlichen Aufwuchs aufgenommen, oder nach unten aus der Wassersäule absedimentiert sein. Es sei deshalb diesbezüglich auf die beiden Kapitel "Wandaufwuchs" und "Sedimentation", sowie auf den entsprechenden Teil der Diskussion verwiesen.

Abb. 23 ist ein Histogramm dreier klimatischer Parameter. Es sind, wieder jeweils gemittelt über die vier Versuchsabschnitte, folgende Größen aufgetragen: Die mittlere Lufttemperatur jedes einzelnen Versuchstages; die Sonnenscheindauer als Summe zwischen jeweils zwei Probenahmen und die durchschnittliche Bewölkung (gemessen in $n/8$ der Himmelsfläche) an jedem Tag der Experimentalzeit. Alle Größen wurden von der nahegelegenen Wetterstation Kötzing des Deutschen Wetterdienstes übernommen. Inwieweit sich Wetterparameter auf das Algenwachstum auswirken, wird später noch geprüft. Die gemittelten Daten innerhalb der vier Versuchsabschnitte liegen jedoch so nahe beieinander, daß in dieser Beziehung kein merklicher Einfluß zu erwarten ist.

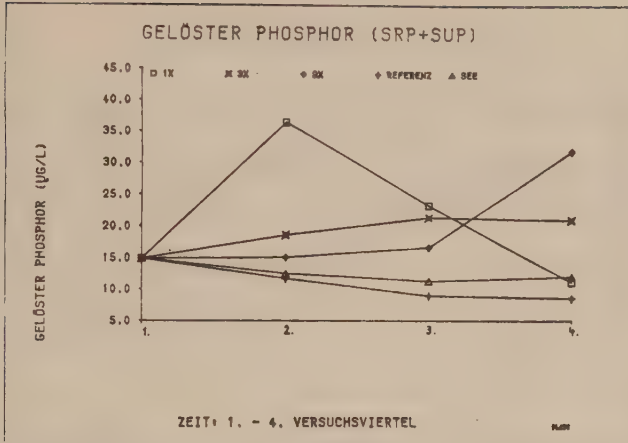


Abb. 21

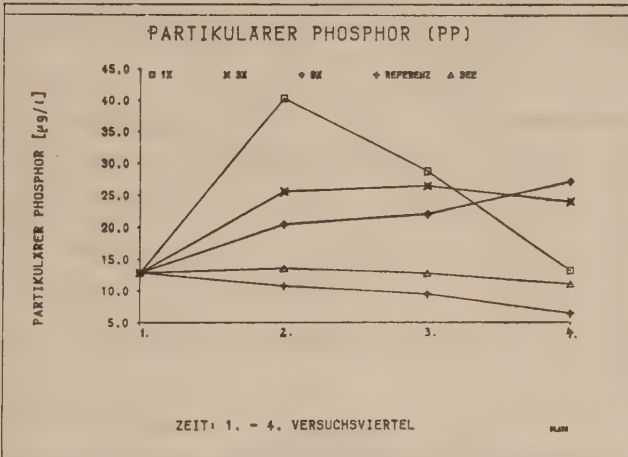


Abb. 22

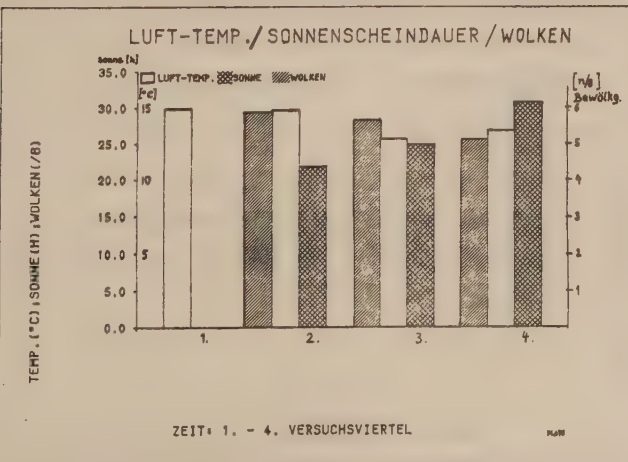


Abb. 23

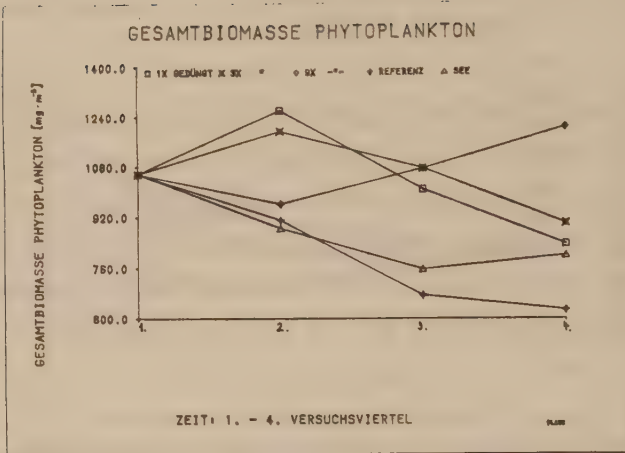


Abb. 24

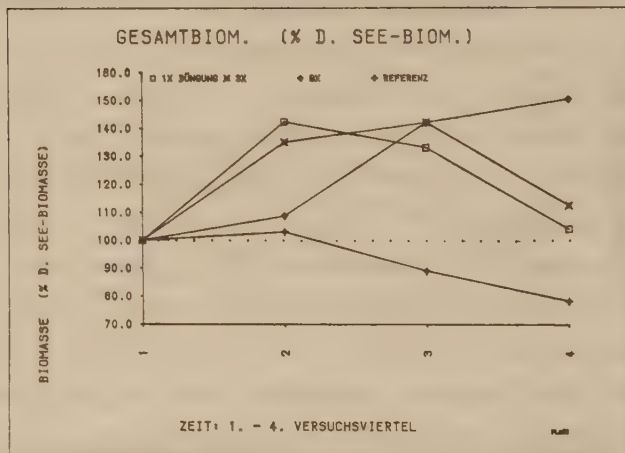


Abb. 25

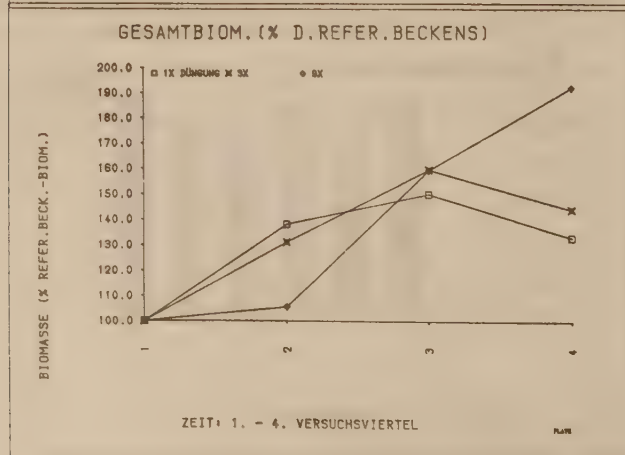


Abb. 26

3.7.1 Gesamtbiomasse - Entwicklung des Phytoplanktons

In der Graphik (Abb. 24) wurde die Gesamtbiomasseentwicklung des Phytoplanktons in den unterschiedlich behandelten Becken und im See dargestellt. Die einmal und dreimal gedüngten Becken erfahren dabei eine Steigerung fast vom Anfang an (nach der schon mehrfach angesprochenen Latenzzeit), während das kontinuierlich gedüngte und das ungedüngte Becken bis zur Mitte der Versuchsdauer in ihren Werten noch nahe denen des Sees liegen. Erst dann beginnt die Biomasse im neunmal gedüngten Behälter zu steigen und im ungedüngten abzusinken. Integriert man die Biomassen über die Zeit, so zeigt sich, daß die Werte aller gedüngten Becken deutlich über denen von See und Referenzbecken liegen, während sie sich untereinander nur unwesentlich unterscheiden. Dies gilt allerdings nur für die vorliegenden Versuchszeiten, die ja wegen der Veralgung der Beckenwände meist nur wenige Tage über die letzte Düngung hinausreichen konnten. Versucht man den vorliegenden Kurvenverlauf über einen längeren Zeitraum zu extrapolieren, so ändert sich das Bild. Ohne den weiteren Verlauf wirklich längerfristig vorhersagen zu wollen (oder zu können), erreicht das Integral der Biomassekurve des neunmal gedüngten Beckens mit Sicherheit schon kurz nach dem vorliegenden Versuchsende den größten Wert, während das des dreimal gedüngten Beckens nicht sehr wesentlich über dem

des einmal gedüngten liegen wird. Um die Auswirkung der Düngung besser erfassen zu können, wurde noch je eine Graphik der Werte der gedüngten Becken in Prozent der jeweiligen Seebiomasse (Abb. 25) und vor allem in Prozent der Werte des Referenzbeckens angefügt (Abb. 26). Daraus ist ersichtlich, daß bei kontinuierlicher Düngung die Phytoplanktonbiomasse durch die zugegebene Phosphatmenge etwa auf das doppelte angehoben ist.

3.7.2 Biomasseentwicklung der Phytoplankton - Klassen

Es war zu erwarten, daß einzelne Algenarten unterschiedlich auf die verschiedenen Düngemodi (1x, 3x, 9x) reagieren werden. Dies bedeutet jedoch keineswegs, daß daraus auch Unterschiede bei den Algenklassen resultieren. Da in jeder Klasse mehrere Arten vertreten sind, wäre es denkbar, daß sich unterschiedliche Reaktionen herausmitteln würden.*

Normale statistische Schwankungen sind ebenfalls nicht zu vermeiden. Ihre Auswirkungen auf die Kurvenverläufe könnten nur durch eine Erhöhung der Versuchszahl eingeschränkt werden. So müßten bei sehr hoher Versuchszahl die Kurven der Abb. 31 (Biomasse der Klassen im See) genau waagrecht verlaufen. Trotzdem wird erkennbar, daß durch die Düngung eine Klasse ganz deutlich begünstigt wird, und zwar am stärksten durch die einmalige Düngung. Es handelt sich

* 6 Versuche, 54 Meßwerte

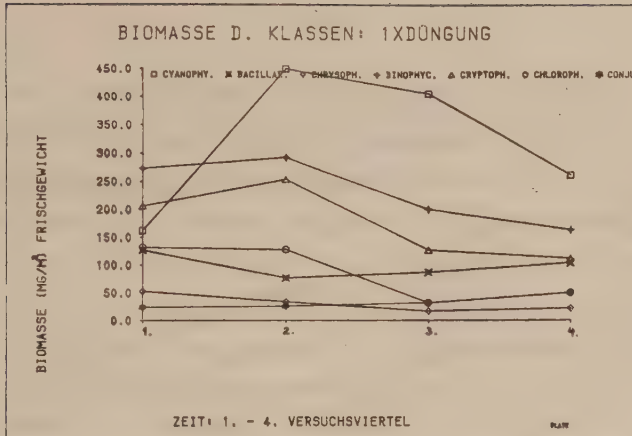


Abb. 27

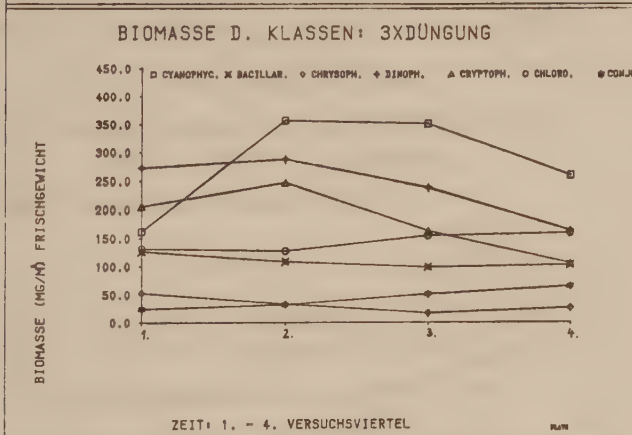


Abb. 28

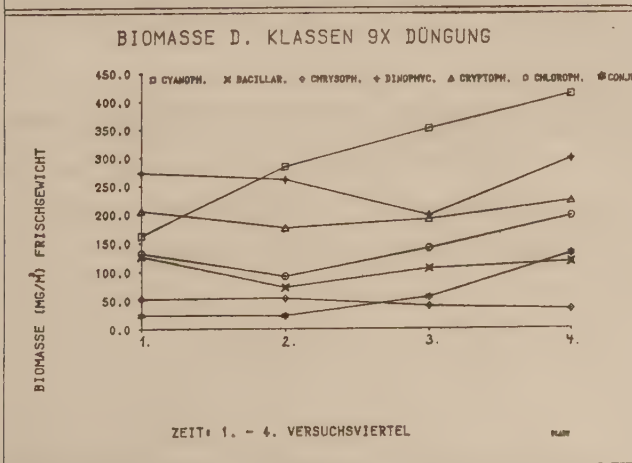


Abb. 29

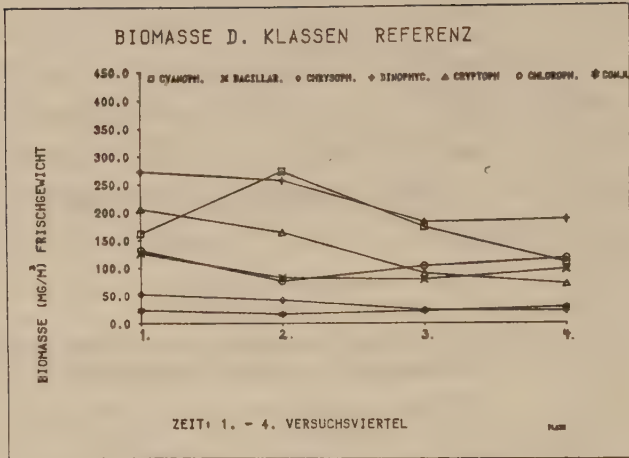


Abb. 30

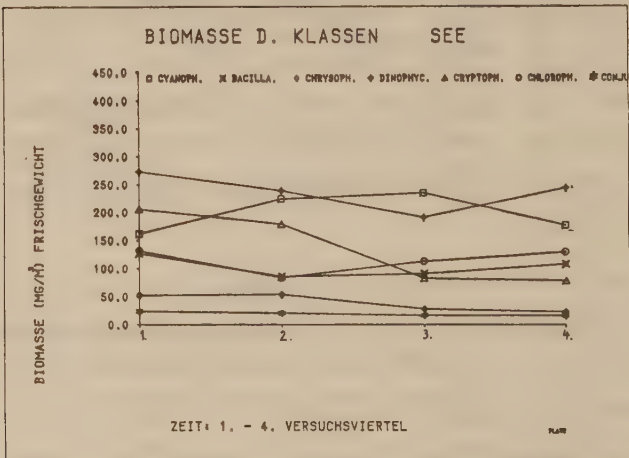


Abb. 31

dabei um die Cyanophyceae. Im Gegensatz zu den Werten im Referenzbecken und im See (Abb. 30, 31) werden die Blaualgen aber auch bei mittlerer Düngehäufigkeit und bei kontinuierlicher Düngung deutlich über das Niveau der übrigen Klassen gehoben (hochsignifikant, $p < 0,001$). Zum gleichen Ergebnis auf umgekehrtem Wege kamen DILLON et al. (1978). Bei einer Minderung der Phosphorzufuhr zur Gravenhorst Bay um 60 % sank das Chlorophyll a um 50 %, die Blaualgen dagegen um 85 %. Bei anderen Klassen kann man zwar unter Umständen Trends herauslesen, jedoch gibt es keine signifikanten Unterschiede bei unterschiedlichem Düngemodus (Abb. 27-29).

3.7.3 Populationsdynamik der Arten

Im folgenden wird die Entwicklung der Individuenzahl der einzelnen Arten über die vier Versuchsabschnitte aufgezeigt. Zur besseren Übersichtlichkeit sind dabei jeweils die Daten der drei Becken mit unterschiedlichen Düngegeräten übereinander gestellt. Gegenüber sind die jeweils zugehörigen Histogramme des Referenzbeckens und des Sees zu finden. In einer Zeichnung sind jeweils zwei Arten als Säulenhistogramme dargestellt. Zu beachten ist, daß die Ordinaten der Graphiken unterschiedliche Einheiten besitzen, da sich die einzelnen Arten in ihrer maximalen Individuenzahl sehr unterscheiden. Es wurden auch Überlegungen

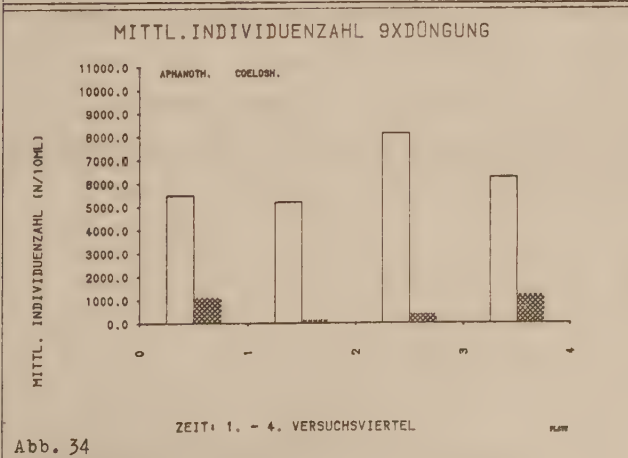
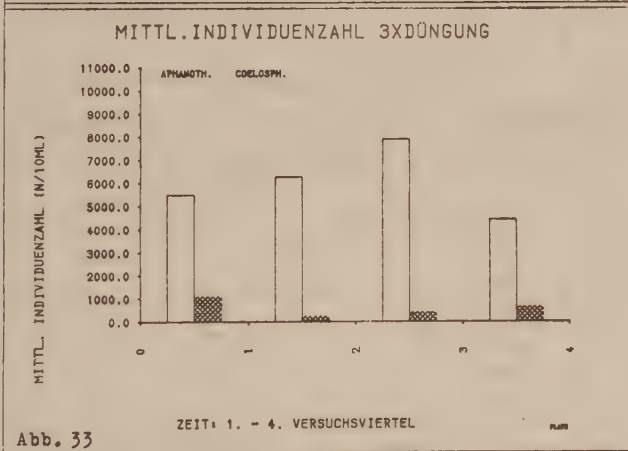
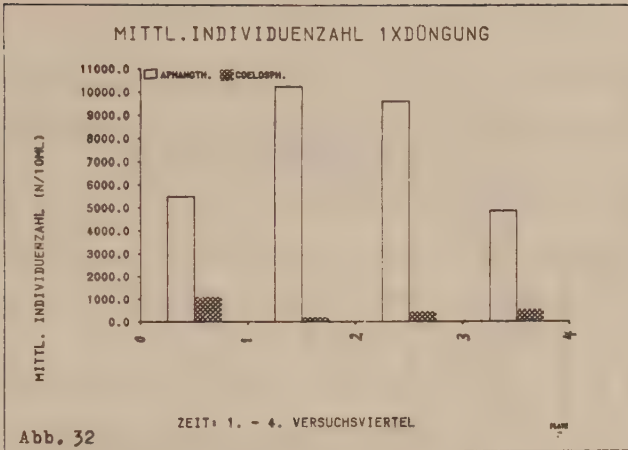
angestellt, ob eine Darstellung der Biomasse oder der Individuenzahl sinnvoller sei. Auf den ersten Blick scheint die Biomasse die geeignetste Größe zu sein. Es ist aber zu berücksichtigen, daß kleinen Arten ein schnellerer Stoffwechsel und relativ höhere (Brutto-)Produktion zu eigen ist. Außerdem würden durch die Volumenberechnung und die Schwankungen des Volumens weitere Fehlergrößen eingebracht. Im übrigen wäre jedoch die interessierende Dynamik der Einzelkurven gleich, da nur proportionale Verschiebungen erfolgen würden. Aus diesen Gründen entschied man sich für die Darstellung der Individuenzahlen. Die Namen der gezählten oder auch nur mehrfach gefundenen und bestimmten Arten sind in der Artenliste (S. 172) zu finden. *

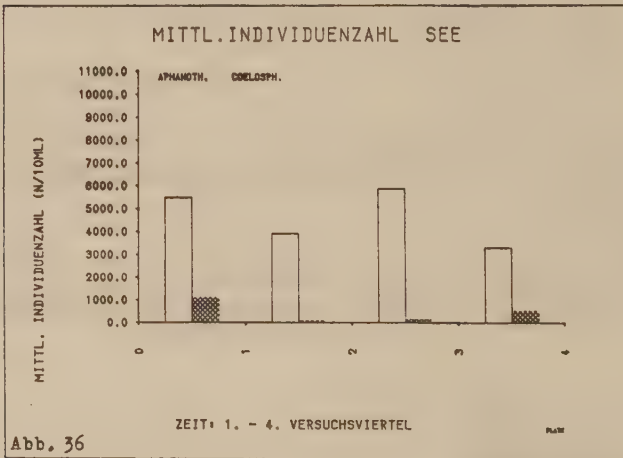
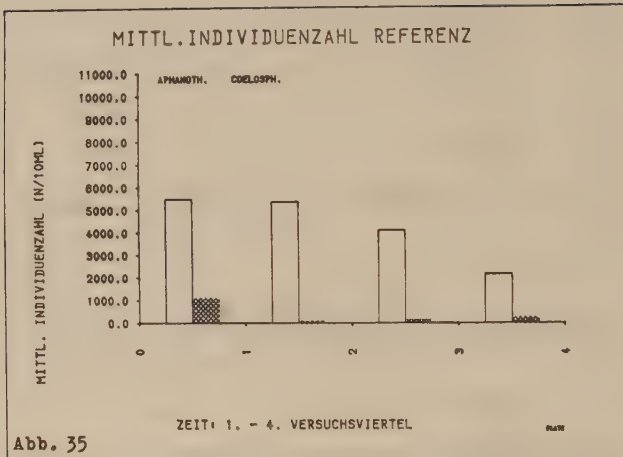
Cyanophyceae (Blaualgen)

Sowohl *Aphanothece* als auch *Coelosphaerium* gehen gegenüber den Anfangswerten im Referenzbecken zurück. (Die Entwicklung im Referenzbecken muß der jeweilige Bezug zur Beurteilung des Düngeeinflusses sein. Alle Aussagen im folgenden werden deshalb in Relation zu diesen Referenzwerten gemacht.)

Beide Blaualgenarten erfahren durch die Düngung eine deutliche Steigerung. *Coelosphaerium* folgt in seiner qualitativen Dynamik dabei genau dem Muster, wie es auch im Referenzbecken und im See vorliegt, lediglich durch die Phosphatzugabe quantitativ erhöht. *Aphanothece* dagegen erreicht

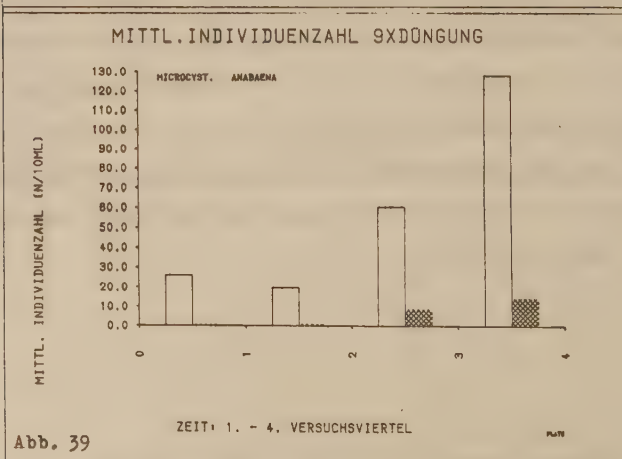
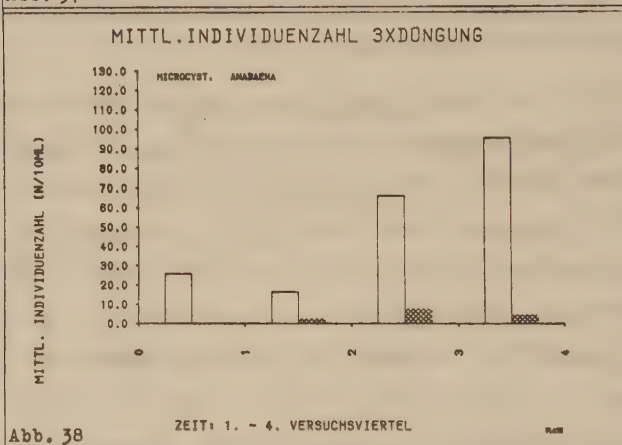
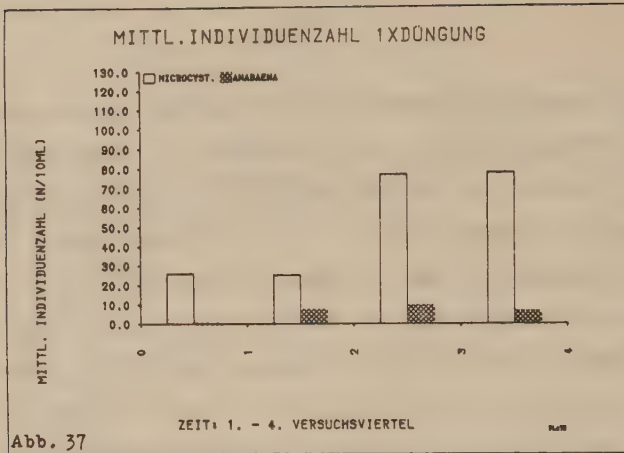
*
n = 49 Meßwerte aus 6 Versuchen

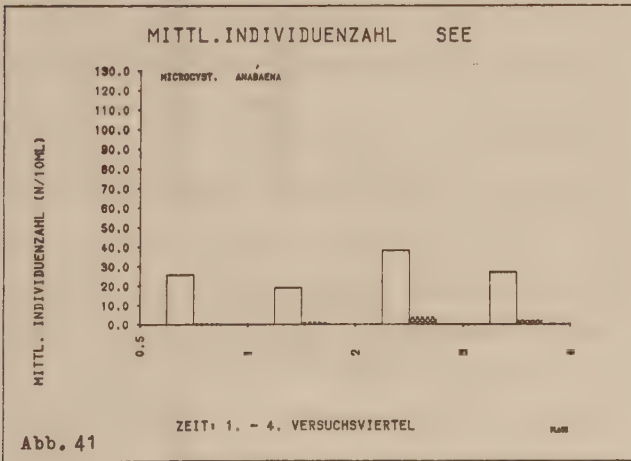
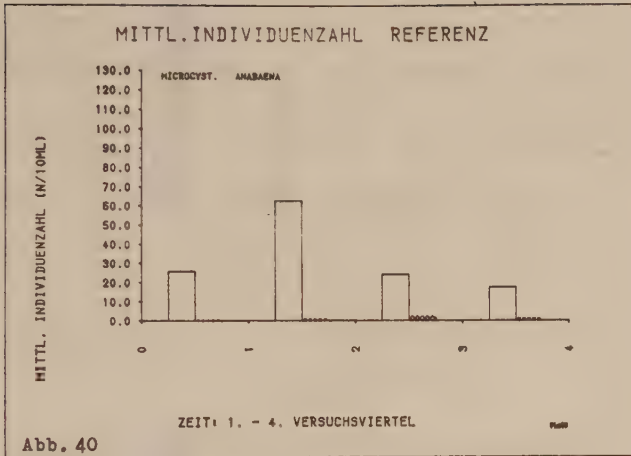




bei einmaliger Düngung schon im zweiten Versuchsviertel das Biomassemaximum. Die Individuenzahl liegt etwa doppelt so hoch wie im Referenzbecken. Danach sinkt sie absolut ab, bleibt aber relativ zur Referenz gleich, auf etwa doppelter Höhe. Langsamer erfolgt der Anstieg bei dreimaliger Düngung, mit dem Maximum im dritten Versuchsabschnitt. Bei neunmaliger Düngung erfolgt ein meßbarer Anstieg erst in der zweiten Hälfte der Versuche. Dafür ist im letzten Versuchsabschnitt die Individuenzahl dreimal so hoch wie bei der Referenz.

Die nächsten beiden untersuchten Cyanophyceen reagieren anders. Bei *Microcystis* und *Anabaena* lag außerdem die Individuenzahl in einer ganz anderen Größenordnung (Abb. 37-41). *Anabaena* erwies sich in der Auswertung als recht problematisch. Das Auftreten war fakultativ, in manchen Versuchszyklen fehlte sie ganz (und wurde z.B. deshalb erst später in die Gruppe der auszuzählenden Algen aufgenommen). Durch die fädige Struktur ist sie außerdem in den Proben nicht zufallsverteilt, sondern aggregiert, bildet zuweilen sogar dichte, kaum mehr auszählbare Algenknäuel. Aus diesen Umständen ergeben sich große Unsicherheiten bezüglich der vorhandenen Daten. Man muß sich deshalb auf die Aussage beschränken, daß *Anabaena* durch Phosphatzugabe deutlich gefördert wird. Vermutlich ist dabei der Düngemodus relativ belanglos.



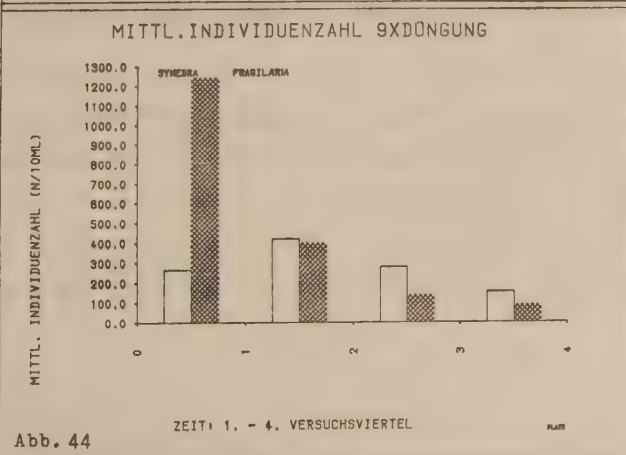
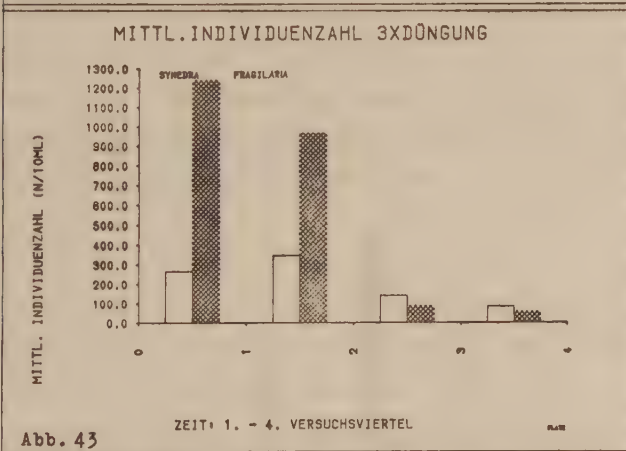
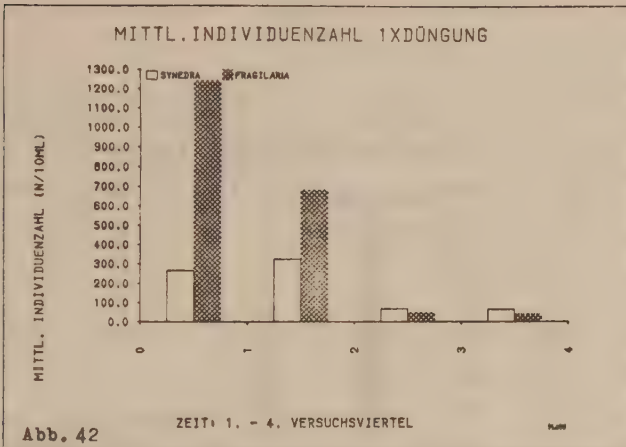


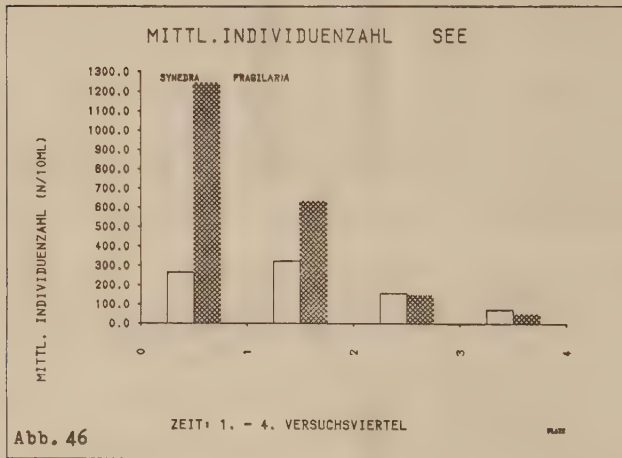
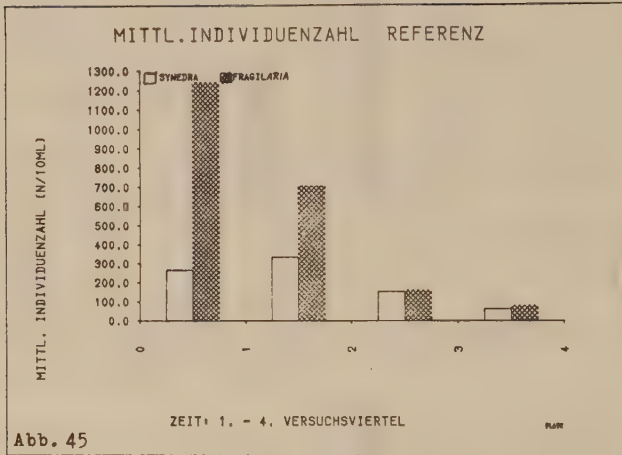
Microcystis dagegen zeigt eine sehr ausgeprägte Reaktion. Auf Phosphatzugabe scheint sie erst mit einer mehrtägigen Latenzzeit zu reagieren. Für diese Notwendigkeit zur langsamen Adaptation spricht auch, daß bei möglichst kontinuierlicher Düngung der gesamte Wachstumserfolg deutlich höher ist als bei seltenerer Zugabe mit jeweils höherer Dosis. *Microcystis* wäre wohl ein geeignetes Objekt, wollte man verzögerte Reaktion und Anpassungsmechanismen auf Nährstoffgaben näher untersuchen.

Bacillariophyceae (Diatomeen)

Grundsätzlich anders reagieren die beiden folgenden untersuchten Diatomeen *Synedra* und *Fragilaria* (Abb. 42-46). Obgleich im Referenzbecken der Nährstoffgehalt während eines Versuchs gegenüber dem See deutlich absinkt (Gründe: siehe "Sedimentation", "Aufwuchs"; Abb. 21, 22) nehmen diese beiden Arten nicht ab. Phosphatdüngung führt somit in keinem Fall zu einer Erhöhung der Individuenzahlen dieser Arten.

Cyclotella wurde zusammen mit den sog. "coccalen Minialgen" in eine Graphik aufgenommen (Abb. 47-51), weil beide ähnlich hohe Individuenzahlen erreichen. *Cyclotella* ist eine Diatomee der Ordnung Centrales, während es sich bei den "coccalen Minialgen" um eine Gruppe von sehr kleinen Algen handelt. Sie dürften überwiegend oder ausnahmslos zu den Grünalgen gehören. Gemeinsames Merkmal ist die kugelige bis leicht eiförmige Gestalt und eine Größe zwischen



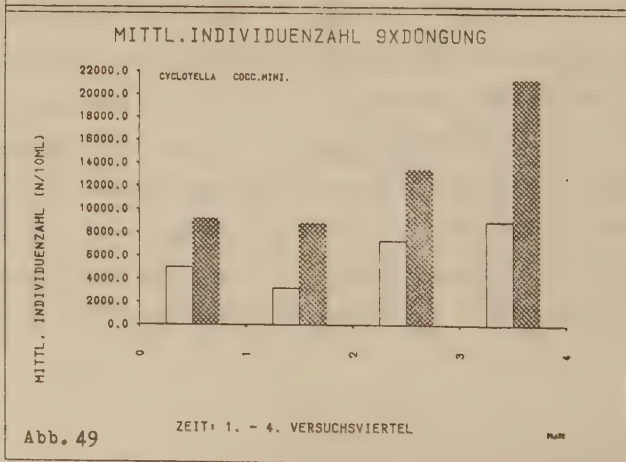
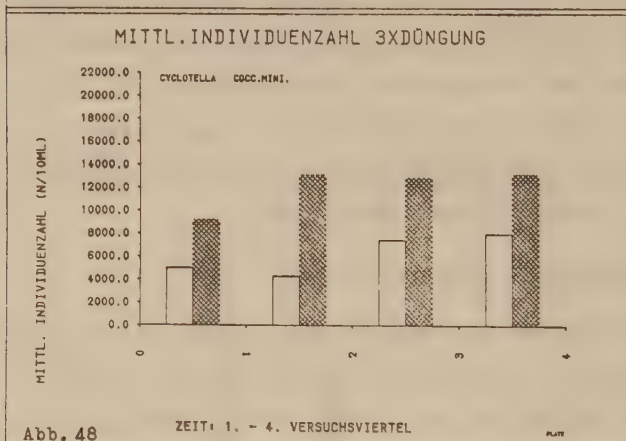
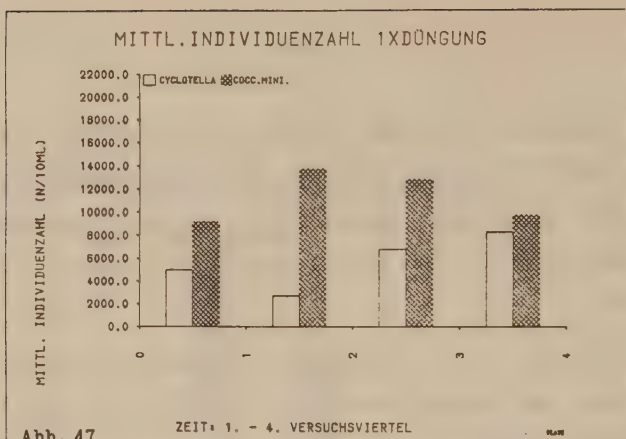


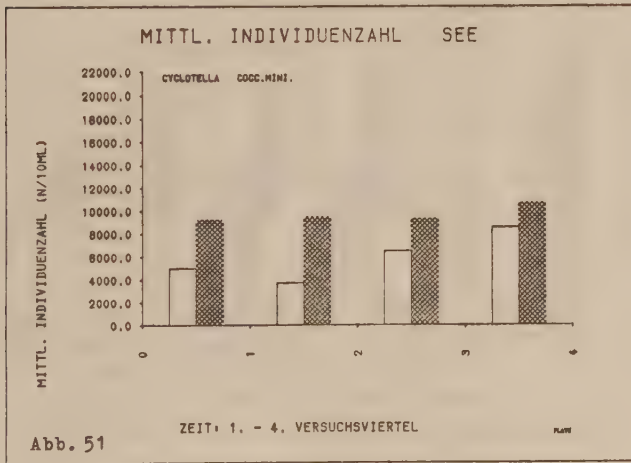
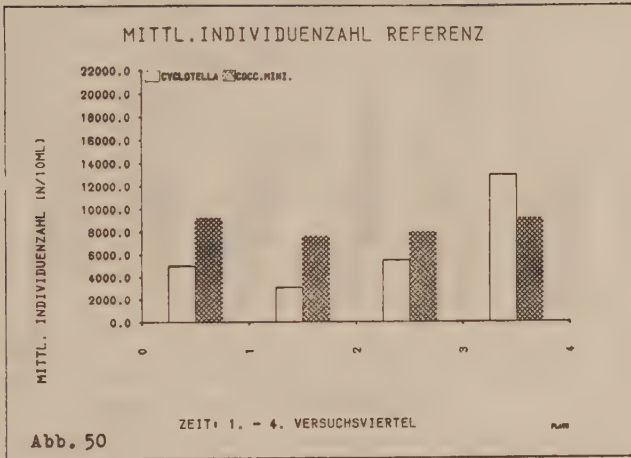
3 und 5 μm Ø. Sie waren für mich nicht sicher bestimmbar. Es war nicht einmal möglich, die verschiedenen Arten beim Zählen auseinander zu halten, da man dazu fast jede einzelne Alge mit sehr starker Vergrößerung hätte prüfen müssen.

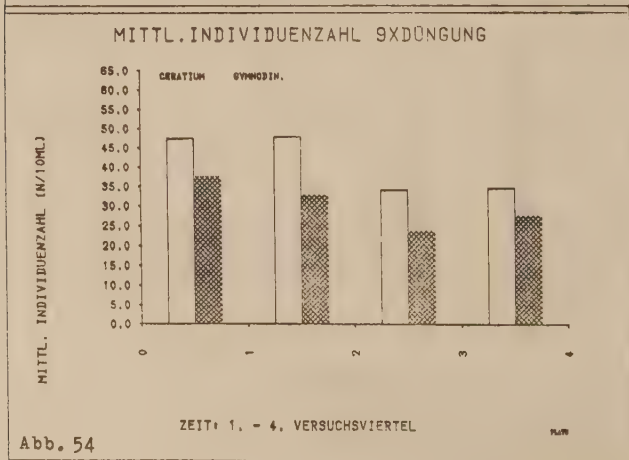
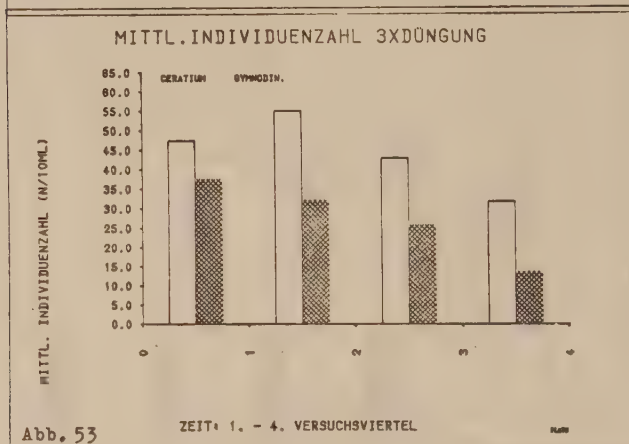
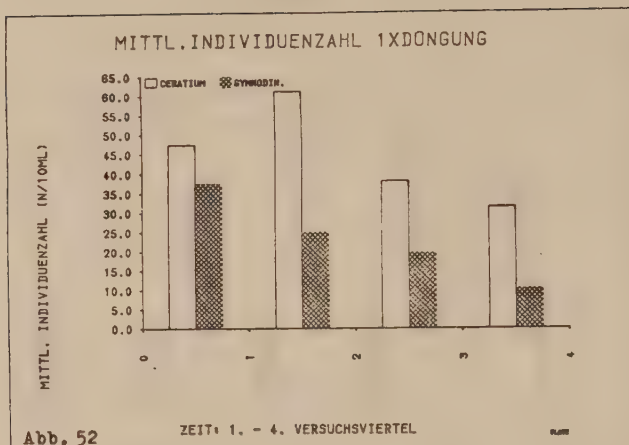
Cyclotella verhält sich wie die beiden vorhergehenden Vertreter der Ordnung Pennales. Die Phosphatdüngung, egal, nach welchem Modus, beeinflußt ihr Wachstum nicht. Dagegen erfahren die "coccalen Minialgen" eine deutliche Erhöhung der Individuenzahl durch die Phosphorzufuhr. Am deutlichsten ist der Effekt bei der neunfachen Düngung. Bei ihr wird im letzten Versuchsabschnitt im Mittel die mehr als doppelte Biomasse erreicht.

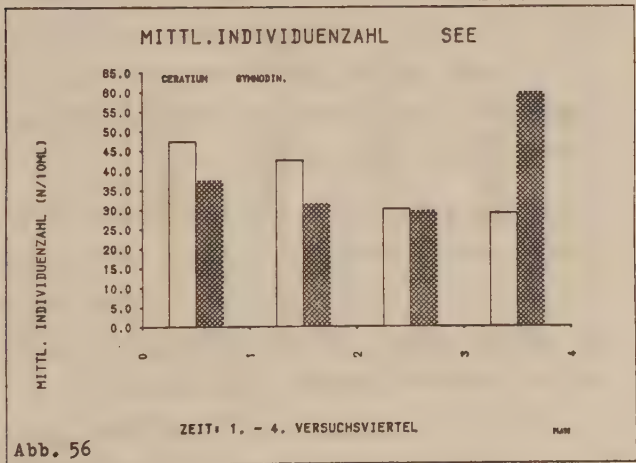
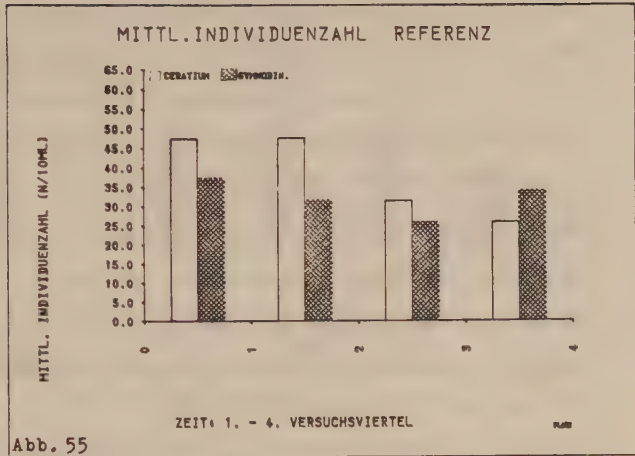
Dinophyceae (Dinoflagellaten)

Nach diesen sehr kleinen Phytoplanktonvertretern finden sich auf den nächsten fünf Darstellungen Algen, bei denen das Volumen pro Individuum mehrere hundertmal so groß ist. Die Individuenzahl pro Wasservolumen ist jedoch niedriger. Es handelt sich um Vertreter der Dinoflagellaten und zwar um Ceratium und Gymnodinium (Abb. 52-56). Ceratium reagiert bei neunfacher Düngung kaum, bei dreimaliger Düngung sehr schwach und erst bei einer einmaligen Zufuhr einer sehr hohen P-Dosis deutlich mit einem Biomasseanstieg. Aber selbst im letztgenannten Falle nimmt die Individuenzahl nur um etwa 25 % zu. Dieses höhere Niveau wird jedoch über









den vollen Versuchszeitraum beibehalten. *Gymnodinium* verhält sich dazu etwa spiegelbildlich: Neunmalige Düngung zeigt ebenfalls keine Auswirkung. Bei dreimaliger Düngung nimmt die Individuenzahl etwas ab, während bei einmaliger P-Zufuhr die Abnahme ausgeprägter ist.

Die Vermutung, daß kleinere Arten häufig schneller und ausgeprägter auf Nährstoffänderungen reagieren, wird auch durch die beiden folgenden Algenarten gestützt. *Cryptomonas* hat etwa das achtfache Volumen von *Rhodomonas* (Abb. 57-61). Bei ein- und dreimaliger Düngung ist bei *Cryptomonas* ein leichter Anstieg (ca. 30 %) zu verzeichnen, der über den gesamten Versuchszeitraum beibehalten wird. Bei neunmaliger P-Zugabe beginnt die Zunahme erst in der zweiten Versuchshälfte. Gegen Ende wird aber mehr als die doppelte Individuenzahl erreicht.

Rhodomonas reagiert auf die einmalige Düngung dagegen sehr schnell mit einem Anstieg auf mehr als die doppelte Biomasse, um bis Versuchsende aber fast auf die Referenzwerte zurückzusinken. Bei dreimaliger Düngung erfolgt die Reaktion ebenfalls schnell. Wegen der zeitlich verteilten Zugabe mit niedrigerer Dosis sind jedoch Anstieg und Abfall entsprechend gemäßigter. Der höchste Zuwachs wird im dritten Versuchsabschnitt erreicht. Bei neunmaliger Düngung ist die erhöhte Teilungsrate anfangs gering, steigt aber im dritten und vierten Versuchsabschnitt auch etwa

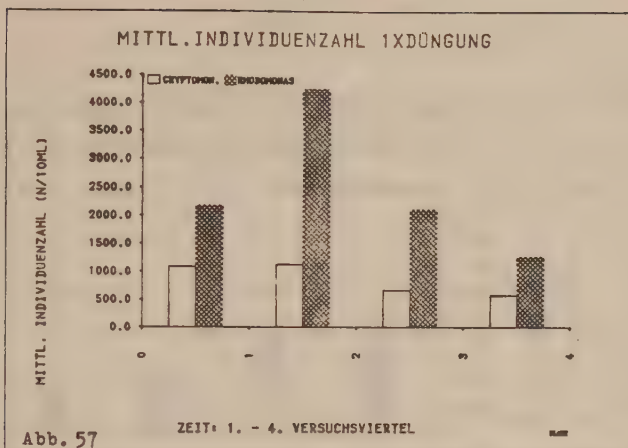


Abb. 57

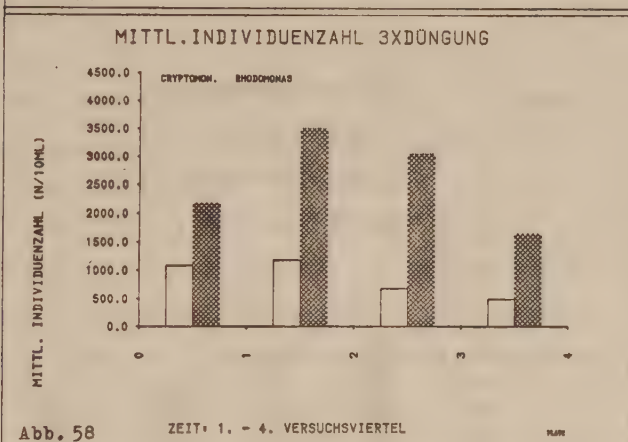


Abb. 58

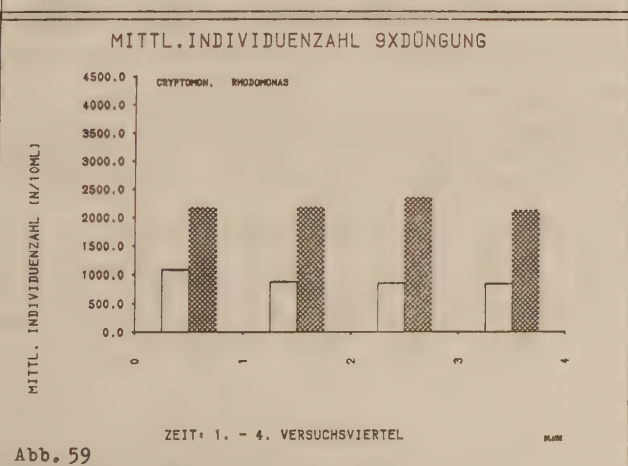
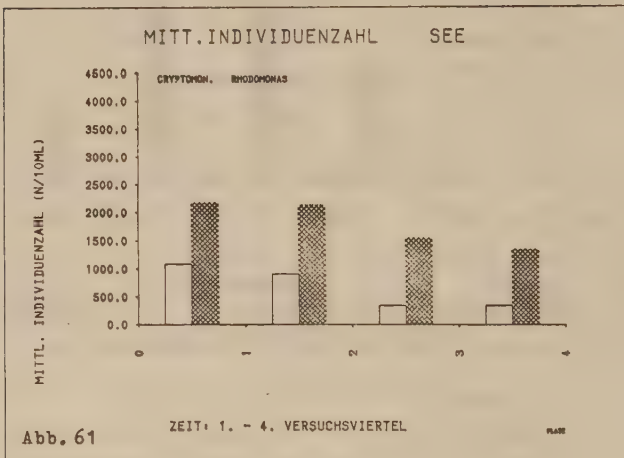
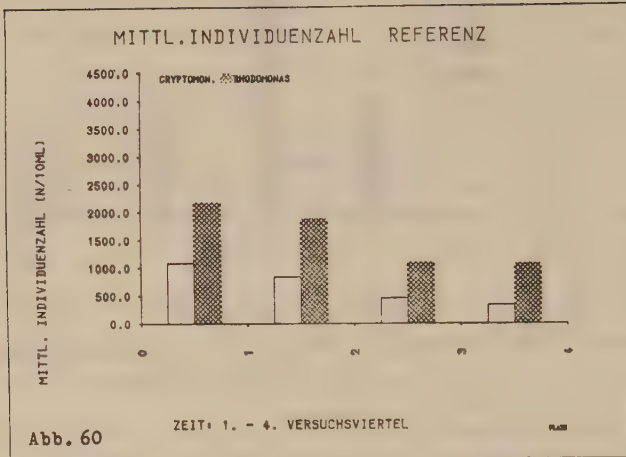


Abb. 59



auf das Doppelte. Bei einer über die Zeit integrierenden Beurteilung müßte man auch hier noch über das tatsächliche Versuchsende hinaus extrapolieren, um zu korrekten Aussagen zu kommen.

In den nächsten Zeichnungen (Abb. 62-66) sind zwei systematisch verschiedene Plankter nebeneinander dargestellt. Sie haben lediglich gemeinsam, daß sie in Individuenzahlen von etwa gleicher Größenordnung auftreten. *Peridinium*, der dritte große Dinoflagellat in dieser Liste, zeigt ein schwer zu interpretierendes Verhalten. Zwar reagiert diese Art auf Phosphatzugabe in allen Fällen mit ausgeprägtem Zuwachs, jedoch scheint die erhöhte Teilungsrate von anderen Faktoren wesentlich mitgesteuert zu werden, da sie nicht als schnelle Reaktion auf das höhere Phosphorangebot erfolgt. So erfährt die Art bei einmaliger Düngung den höchsten Zuwachs erst im letzten Versuchsabschnitt, während bei drei- bis neunmaliger Düngung schon im dritten Abschnitt das Maximum erreicht wird.

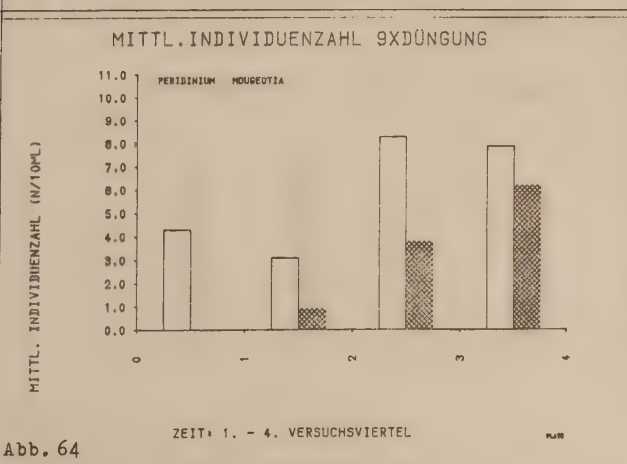
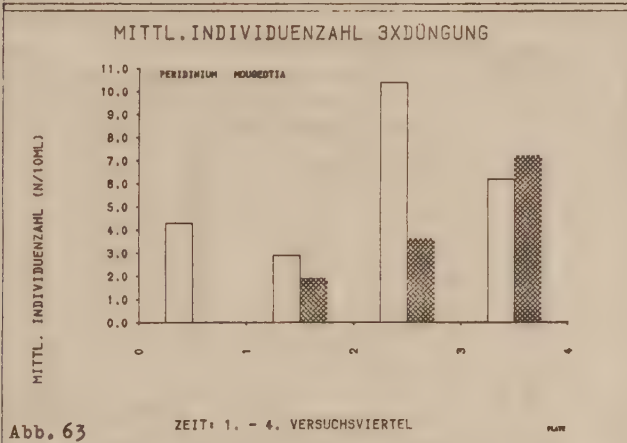
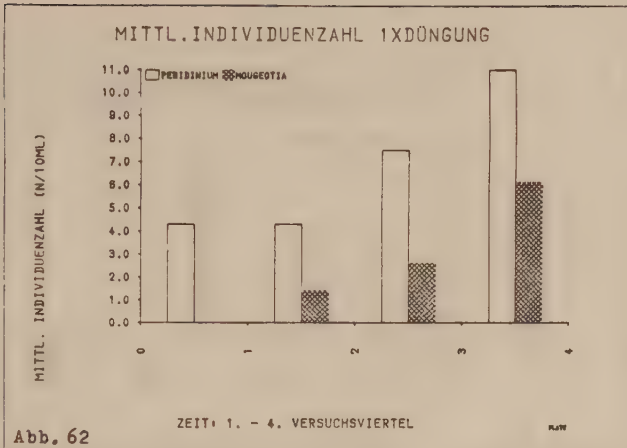
Mougeotia, eine fädige Jochalge (*Zygnemales*), wurde nie zu Versuchsanfang gefunden. Dieser Umstand ist nicht ohne weiteres erklärbar; es können nur zwei Möglichkeiten genannt werden: Ohne zusätzliche Phosphatdüngung ist die Art sehr selten (meist weniger als 1 Individuum pro 10 ml mit einer mittleren Fadenlänge von 250-600 μm). Berücksichtigt man noch, daß in den ersten Versuchsabschnitt viel weniger Proben eingingen als in die drei folgenden Abschnitte, so

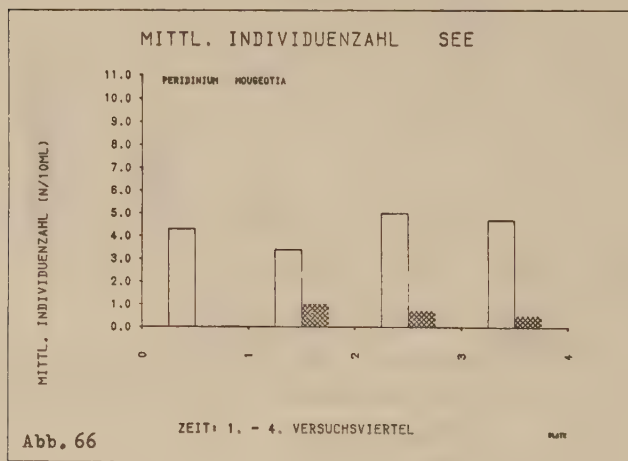
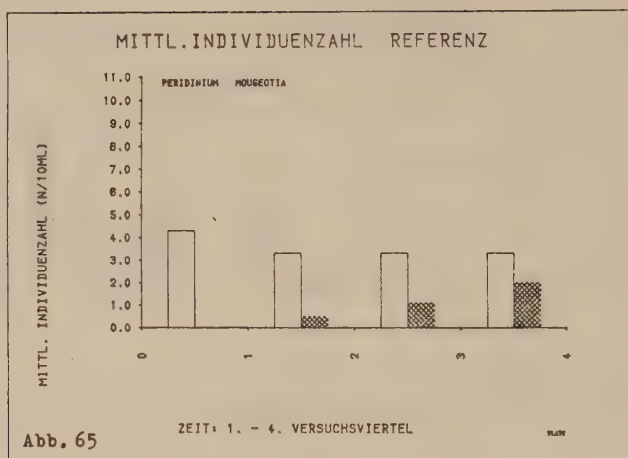
könnte das Phänomen auf reinem Zufall beruhen. Die zweite Denkmöglichkeit wäre, daß diese dort häufigste Mougeotia-Art nicht rein planktisch, sondern zum Teil bevorzugt benthisch lebt, und so durch die Versuchseinrichtung begünstigt wurde (die Seewerte wurden in unmittelbarer Nähe der Becken genommen). Da dieses zeitweilige Fehlen von Mougeotia erst nach der Auswertung auffiel, konnten eventuelle Gründe dafür nicht mehr nachgeprüft werden. Jedenfalls kann man feststellen, daß Mougeotia durch Phosphatzufuhr wie kaum eine andere Art begünstigt wird. Dabei ist es offensichtlich gleichgültig, in welchem Rhythmus die Phosphatzufuhr erfolgt. In jedem Falle erhöhte sich die Individuenzahl auf das zwei- bis dreifache, wobei durch Extrapolation über die Versuchszeit hinaus dieser Befund noch verdeutlicht würde.

Chrysophyceae (Goldalgen)

Bei den folgenden Chrysophyceen *Dynobryon* und *Mallomonas* (Abb. 67-71) ist zu beachten, daß in einem Falle ein unterschiedlicher Maßstab erforderlich wurde. Die Zahlen auf der Ordinate bedeuten für *Dinobryon* die Individuen pro 10 ml, bei *Mallomonas* pro 100 ml Wasserprobe.

Beide Arten scheinen auf plötzliches Ansteigen des Phosphatgehaltes empfindlich zu reagieren, denn die Individuenzahl ist sowohl bei einmaliger als auch bei dreimaliger Düngung anfangs rückläufig, um erst im letzten Versuchsabschnitt etwas anzusteigen. Nur bei neunmaliger Düngung





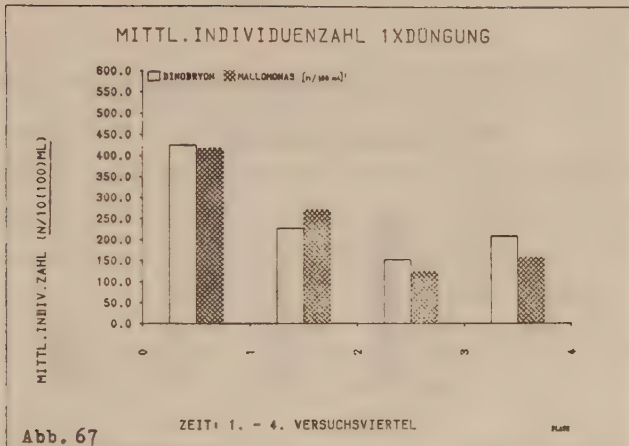


Abb. 67

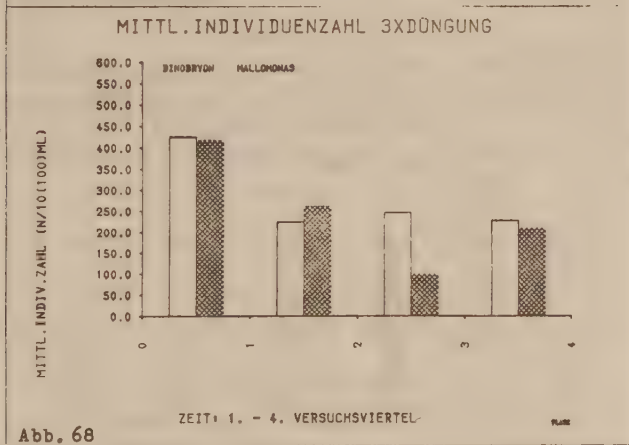


Abb. 68

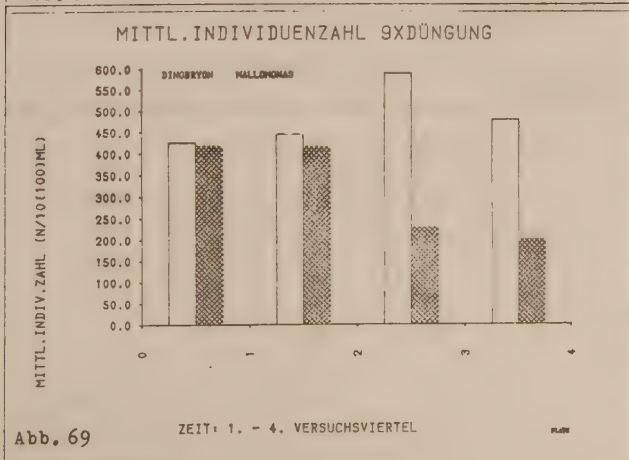
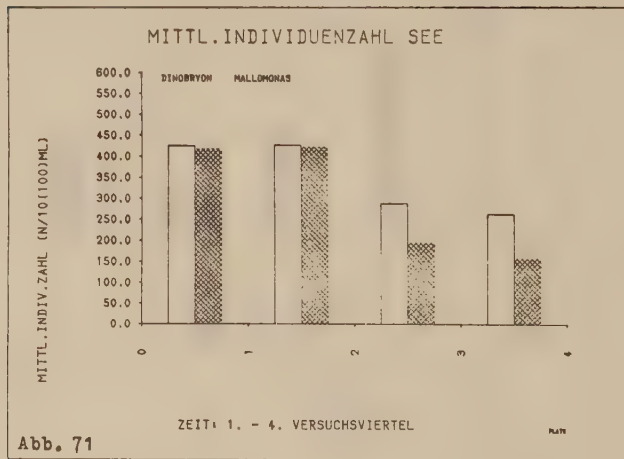
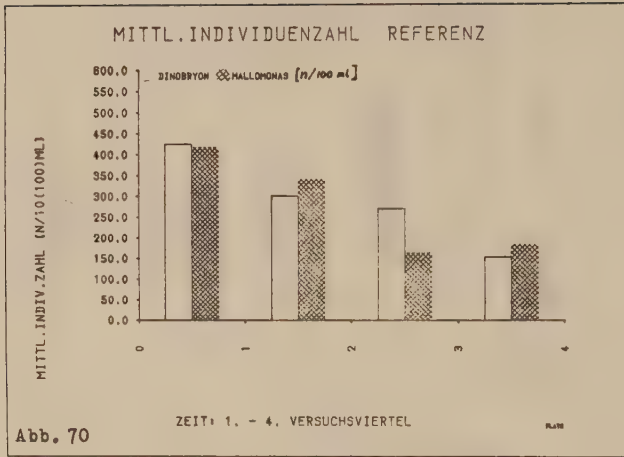


Abb. 69



mit geringer Dosis erfolgt von Anfang an eine Steigerung. Bei *Mallomonas* ist sie in allen drei Abschnitten nur gering (ca 24 % Erhöhung). Dinobryon erreicht dagegen bereits im zweiten Versuchsabschnitt um etwa 52 % mehr Individuen. Im folgenden Abschnitt liegt die Zahl bereits über dem doppelten der Referenz (122 % mehr), und im letzten Abschnitt sind sogar gut dreimal so viele (ca + 220 %) dieser Art vorhanden.

Chlorophyceae (Grünalgen)

Die beiden ersten Vertreter dieser Klasse sind *Monoraphidium* und *Elakatothrix* (Abb. 72-76). Die Ergebnisse sind in einem Satz abzuhandeln: Auf Phosphatdüngung nach jeglichem Modus reagieren beide Arten so indifferent (bzw. gar nicht), daß keine klare Tendenz der Entwicklung zu beobachten ist.

Sieht man sich die folgenden Ergebnisse an (Abb. 77-81), so erkennt man, daß ähnliches auch für *Chodatella* gesagt werden kann. *Oocystis* dagegen zeigt eine zwar geringe, aber doch deutlichere, positive Reaktion auf die Phosphatzufuhr. Bei einmaliger Düngung beträgt die Erhöhung im zweiten Versuchsabschnitt knapp 80 %, im dritten bereits weniger als 50 %, um gegen Schluß der Versuche auf Höhe des Referenzniveaus zu landen. Bei dreimaliger Düngung ist anfangs der Verlauf ähnlich, allerdings liegt die Individuenzahl im letzten Abschnitt mehr als doppelt so hoch.

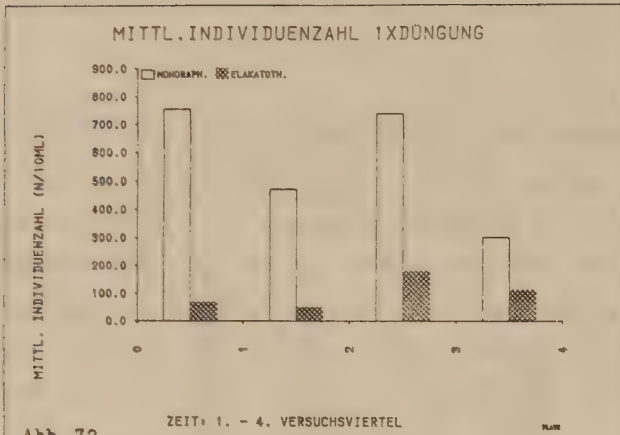


Abb. 72

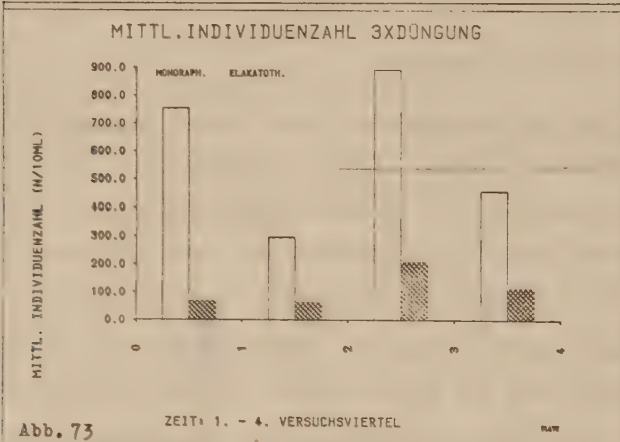


Abb. 73

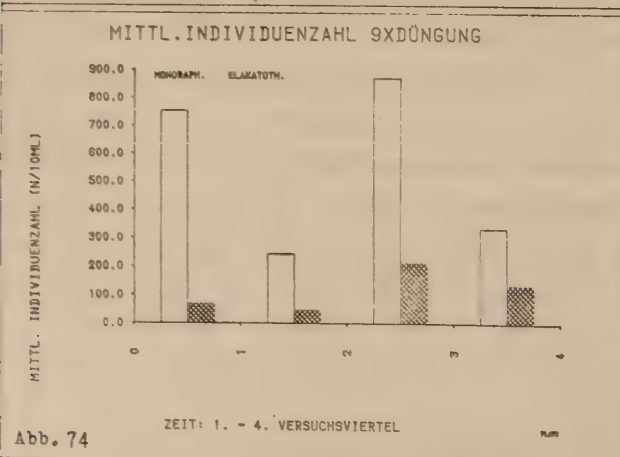
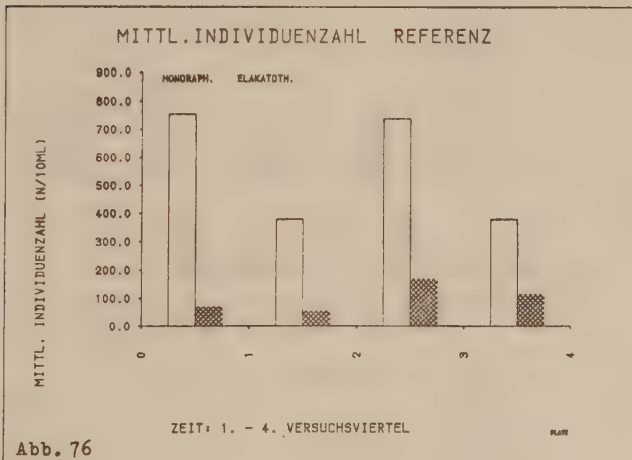
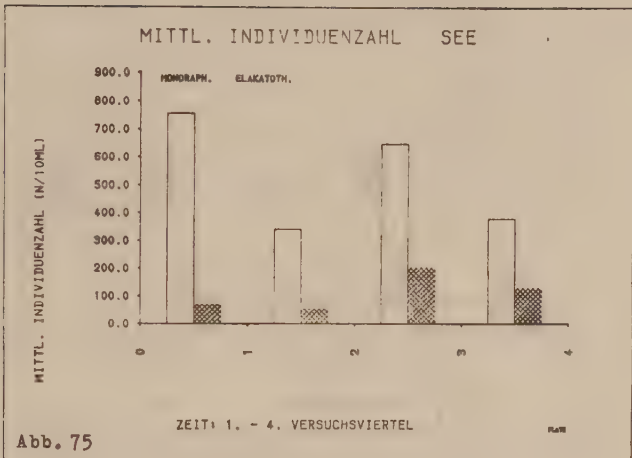
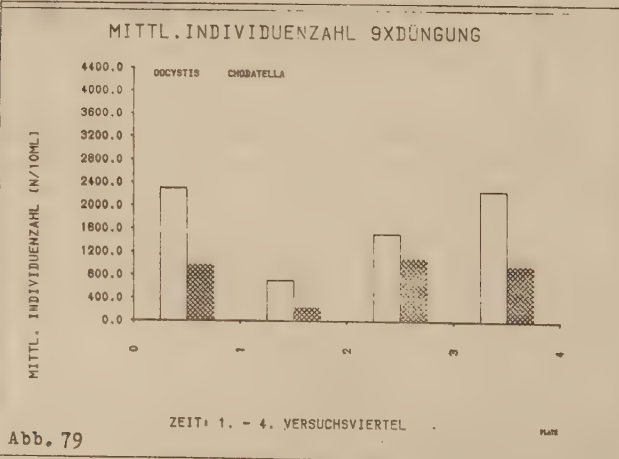
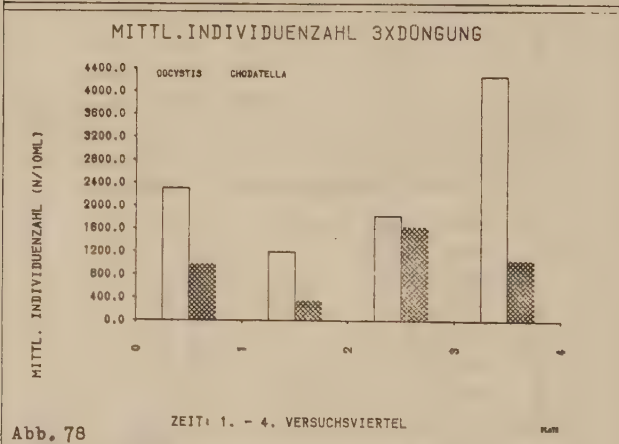
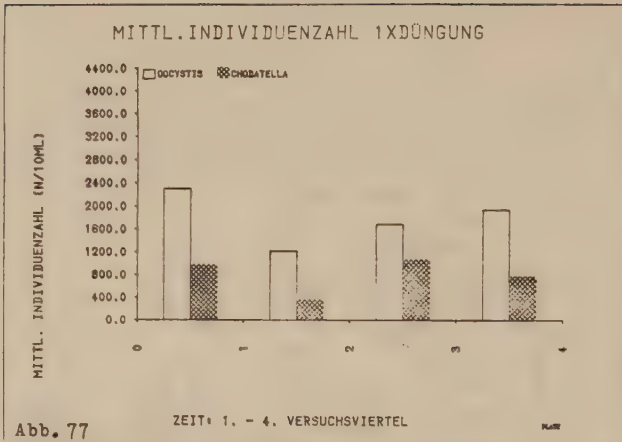
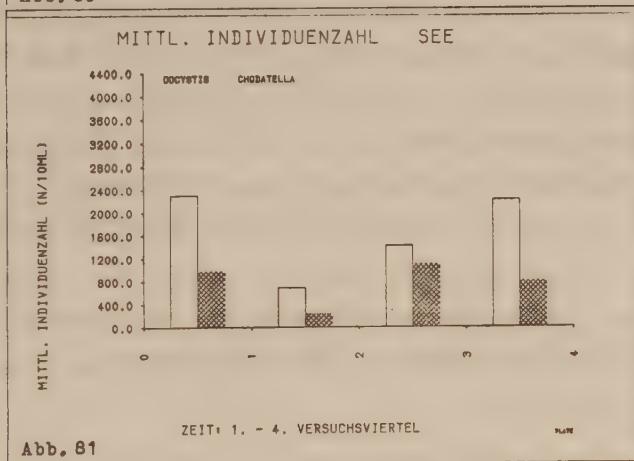
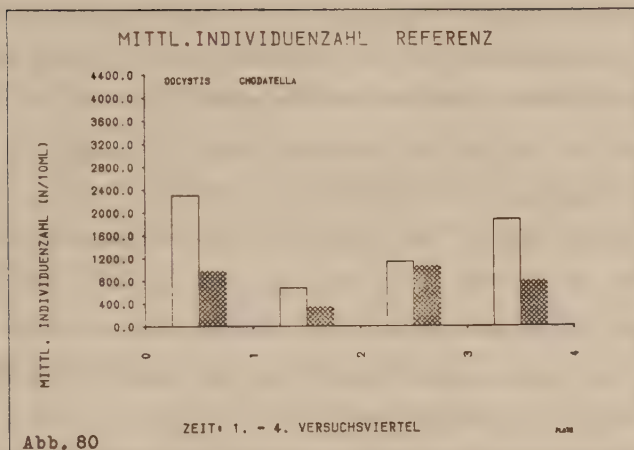


Abb. 74







Bei neunmaliger Düngung sind die Individuenzahlen in allen Versuchsabschnitten etwas höher als im Referenzbeken, jedoch im Mittel nur um etwa 25 %.

In Abb. 82-86 sind die Histogramme für *Tetraedron* und *Scenedesmus* zu finden. Dabei verhält sich *Tetraedron* wiederum ziemlich indifferent. Bei jedem Düngemodus nimmt die Art anfänglich leicht zu, um in der zweiten Versuchshälfte auf oder sogar leicht unter das Referenzniveau zu sinken.

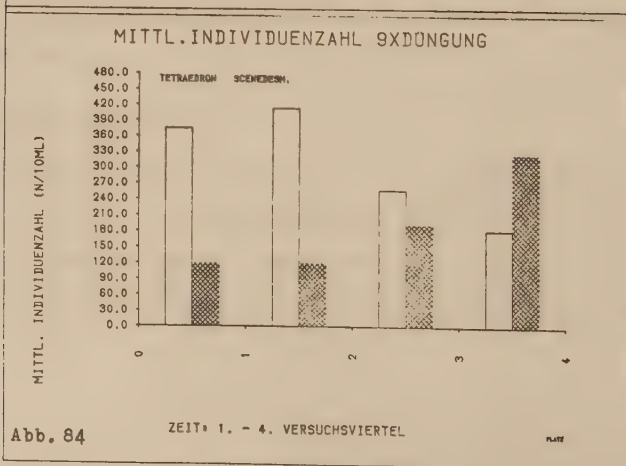
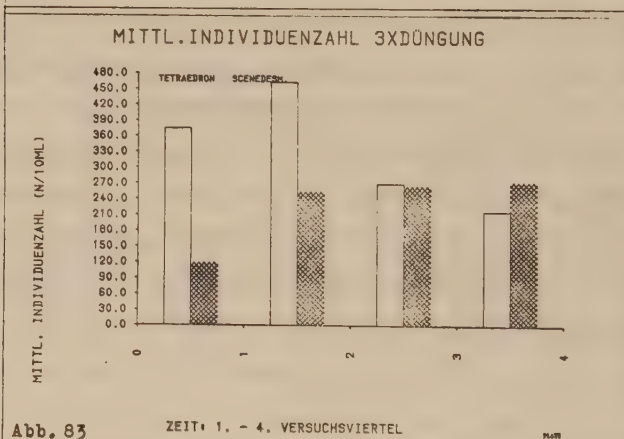
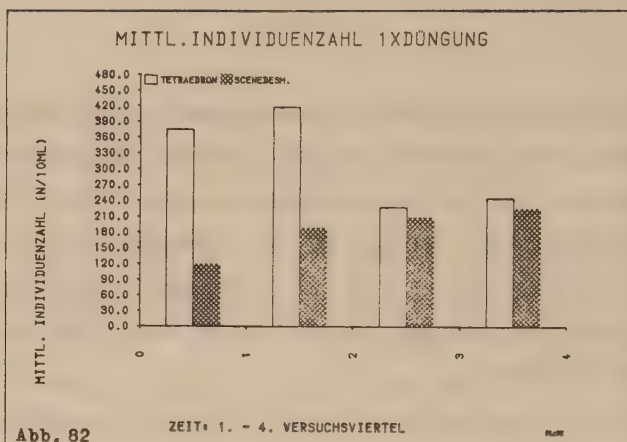
Scenedesmus dagegen zeigt eine sehr deutliche Reaktion. Bei einmaliger Düngung steigt die Individuenzahl sofort auf das vierfache, um für den Rest des Versuches auf mehr als der doppelten Höhe zu bleiben. Das gleiche Bild, sogar noch etwas verstärkt, ergibt sich bei dreimaliger Phosphatzufuhr. Bei neunmaliger Düngung ist der Anstieg entsprechend verlangsamt. Im zweiten Versuchsabschnitt wird die dreifache Individuenzahl erreicht, und auch im letzten Abschnitt liegt der Wert noch ebenso viel höher als im Referenzbeken. *Scenedesmus* gehört deshalb zu der Gruppe von Algen, die die ausgeprägteste positive Reaktion auf Phosphatzufuhr zeigten.

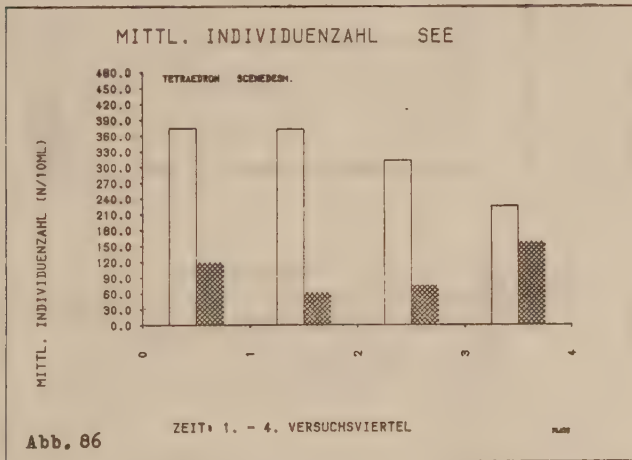
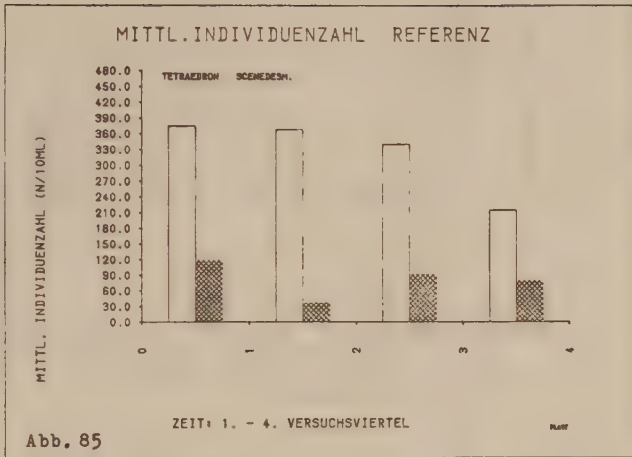
Conjugatophyceae

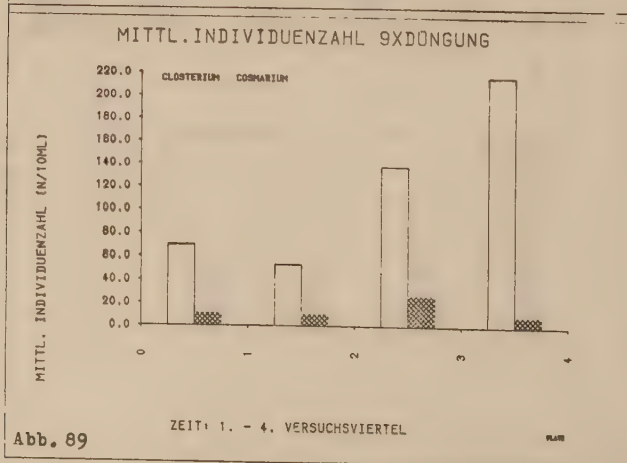
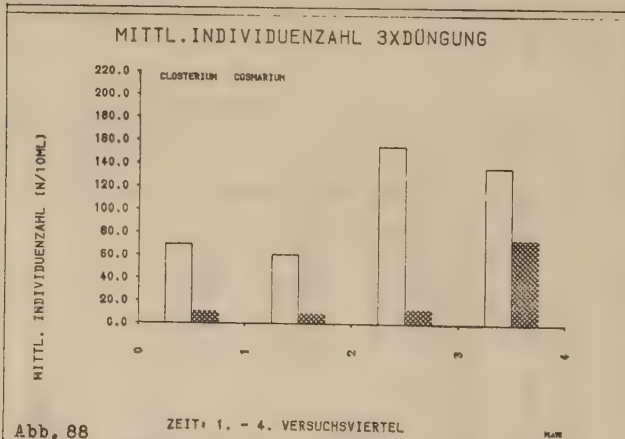
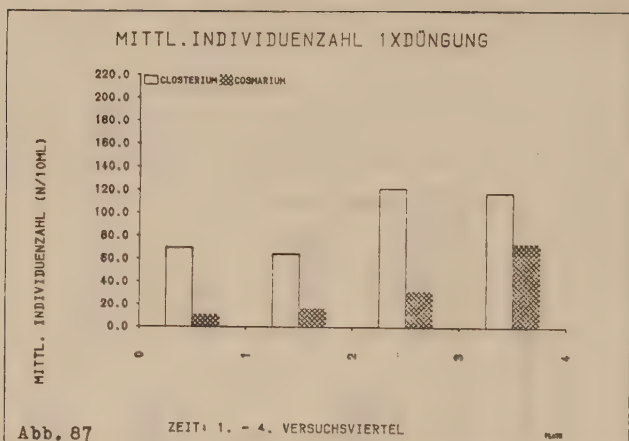
Die letzten beiden Arten in der Reihe sind zwei Jochalgen aus der Familie der Desmidiaceen, und zwar *Closterium* und *Cosmarium* (Abb. 87-91). Sie scheinen beide nicht deutlich auf den Zugaberhythmus zu reagieren. Summiert man die

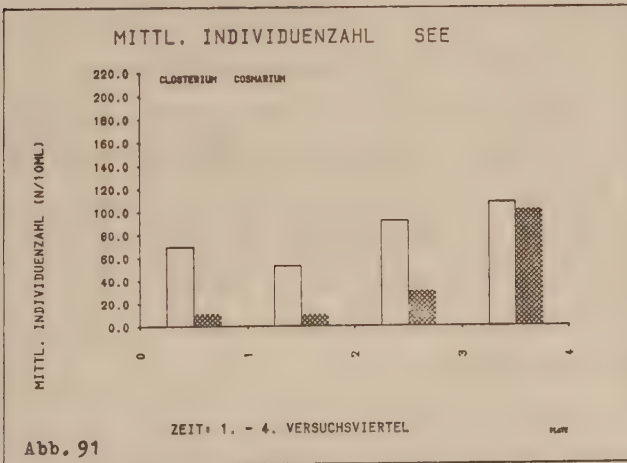
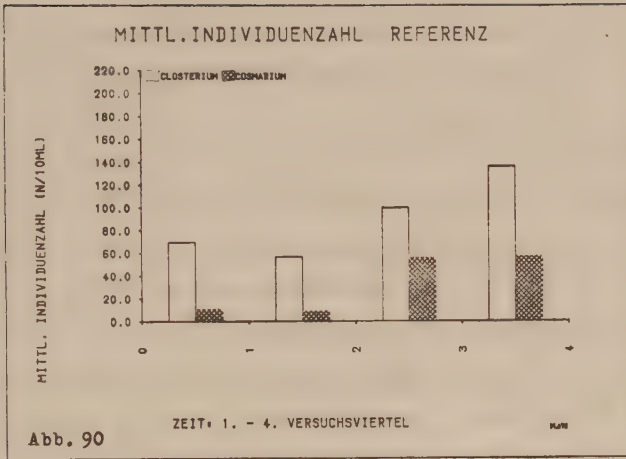
Individuenzahlen von *Closterium* jeweils über die gesamte Dauer aller Versuche, so sind sie zwar bei jeglichem Düngemodus höher als im Referenzbecken, aber die Erhöhung ist gering bei relativ stark schwankenden Werten. *Cosmarium* zeigt keine Erhöhung durch den Phosphateintrag. Bei der neunmaligen Düngung sind die Werte sogar niedriger als die Referenzdaten.

Die hier genannten und in den Graphiken dargestellten Befunde sind nicht das Ergebnis eines **d i r e k t e n Z u - s a m m e n h a n g s** zwischen unterschiedlicher Nährstoffzugabe und Populationswachstum, wie etwa bei einer Prüfung im Laborexperiment. Die festgestellten Änderungen können unmittelbar oder mittelbar durch die Nährstoffzufuhr bedingt sein. Eine klare Trennung zwischen beiden ist in einem komplexen System, wie sie die Biozönose Pelagial darstellt, nicht ohne weiteres möglich.









3.7.4 Gegenseitige Beeinflussung gruppierter Parameter und Einzelarten

Mit jeder weiteren Variablen eines vernetzten Systems wird die Beurteilung gegenseitiger Abhängigkeiten schwieriger, der Rechenaufwand nimmt stark zu. Einen Weg, um Zusammenhänge großer Variablenmengen aufzuzeigen, kann man mittels der Kanonischen Korrelationen beschreiten. Der Preis, den man für Vereinfachung und Übersichtlichkeit bezahlen muß, ist, daß man nicht mehr, wie bei den partiellen Korrelationen, Zusammenhänge zwischen den Ausgangsvariablen bekommt, sondern nur noch Korrelationen zwischen Variablengruppen. Aus den Mustern, die sich aus den Korrelationen zwischen Variablen und Variablengruppen ergeben, kann man aber ebenfalls Rückschlüsse auf die Variablen ziehen. Gruppiert man beispielsweise Klima- und Phosphatdaten gegen Algenklassen, so ist zum einen die kausale Richtung offensichtlich (das Algenwachstum kann vom Wetter abhängen, das Wetter aber kaum vom Algenwachstum), zum anderen kann man Aussagen über die Vorhersagekraft von Parametern machen, wenn man die Ergebnisse genauer analysiert (Größe der Koeffizienten, Mehrfachnennung, rotierende Gruppierung).

Mit der Kanonischen Korrelationsanalyse in der genannten Gruppierung kommt man zu folgendem Ergebnis: Die fünf "bestimmenden" Variablen waren Sonnenscheindauer (Σ zwischen

jeweils zwei Probenahmen), Bewölkungsgrad ($n/8$) (Mittel der Tage zwischen Probenahme und vorheriger Probenahme), Temperatur (mittlere Lufttemperatur zwischen aktueller Probenahme und vorhergehender), gelöster Phosphor und partikulärer Phosphor. Dieser Gruppe gegenübergestellt wurden die Algenklassen Cyanophyceae, Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Chlorophyceae, Conjugatophyceae. Dabei ergaben sich folgende hochsignifikante Korrelationsfaktoren (Test: WILK's-Lambda und Chi-Quadrat / $p < 0,001$):
 CANVAR 1 : 0,8230 CANVAR 2 : 0,6692 CANVAR 3 : 0,5328.

In den beiden sets traten dabei folgende höhere Koeffizienten auf:

Koeffizienten des ersten sets:

	CANVAR 1	CANVAR 2	CANVAR 3
Bewölkung		.501	.974
Temperatur:	.830	.649	
gelöst.P.:	.371	.905	

Koeffizienten des zweiten sets:

	CANVAR 1	CANVAR 2	CANVAR 3
Cyanoph.:		.684	.649
Bacillario.:	.430	.513	
Crysoph.:			.718
Dinoph.:	.412		
Conjugatoph.:	.764		

Da bei dieser Methode nichts über Korrelationen innerhalb des ersten bzw. zweiten Sets ausgesagt wird, bedeutet dies, daß die im zweiten set aufgeführten Algenklassen relativ stark vom ersten set gesteuert werden. Da umgekehrt

Korrelationen zwischen dem zweiten set und Parametern mit hohen Koeffizienten im ersten set bestehen, ist es naheliegend und häufig (aber nicht obligatorisch), daß innerhalb der gleichen kanonischen Variablen (CANVAR) ein Parameter aus dem einen set mit einem Parameter aus der anderen Gruppe dann korreliert ist, wenn beide hohe Koeffizienten haben. Untersucht man dann solche Paare bezüglich ihrer PEARSON-Korrelation, so sieht man, daß auch bei diesem Verfahren meist ein relativ hoher Korrelationsfaktor vorhanden ist. Das heißt, man findet eine Übereinstimmung, die auf zwei ganz verschiedenen Wegen erzielt wurde.

Die gleiche Methode kann man anwenden, um Korrelationsmuster bei der Untersuchung der Einzelarten zu finden. Die gefundenen, mit hoher Wahrscheinlichkeit verknüpften Arten kann man dann gezielt mit partiellen Korrelationen weiterbearbeiten. Man versucht somit die Zahl auf die wirklich relevanten Arten zu beschränken und hält bei der partiellen Korrelationsanalyse nur die Faktoren konstant, von denen ein maßgeblicher Einfluß erwartet werden könnte.

Die folgende Aufstellung enthält Arten, die hochsignifikant miteinander korreliert sind (PEARSON-Korrelation; $p \ll 0,001$) und, um den Kreis einzuengen, Korrelationsfaktoren 0,7 haben (bei jeweils 176 Zählraten).

positiv korreliert		negativ korreliert	
Aphanothece	- Gymnodinium	Aphanothece	- Ceratium
Aphanothece	- Rhodomonas	Aphanothece	- Mallomonas
Aphanothece	- "cocc. Minialgen"	Aphanothece	- Mougeotia
Ceolosphaerium	- Microcystis	Aphanothece	- Cosmarium
Microcystis	- Synedra	Cyclotella	- Mougeotia
Microcystis	- Peridinium	Cyclotella	- Cosmarium
Synedra	- Peridinium	Ceratium	- "cocc. Minialgen"
Cyclotella	- "cocc. Minialgen"	Gymnodinium	- Mallomonas
Cyclotella	- Closterium	Gymnodinium	- Mougeotia
Ceratium	- Mallomonas	Gymnodinium	- Cosmarium
Ceratium	- Mougeotia	Rhodomonas	- Mougeotia
Ceratium	- Cosmarium	Mallomonas	- "cocc. Minialgen"
Cryptomonas	- "cocc. Minialgen"	"cocc. Minialgen"	- Mougeotia
Mallomonas	- Tetraedron	"cocc. Minialgen"	- Cosmarium
Mallomonas	- Mougeotia		
Mallomonas	- Cosmarium		
Elakatothrix	- Mougeotia		
Tetraedron	- Mougeotia		
Mougeotia	- Mallomonas		
Mougeotia	- Tetraedron		
Mougeotia	- Cosmarium		

Diese PEARSON-Korrelationen können von gleich großem Interesse sein wie partielle Korrelationen. Zwar zeigen sie nicht, durch welche Mechanismen die Verbindung zwischen den einzelnen Arten besteht, sondern machen nur Aussagen über die Summenwirkung aller Faktoren eines Systems. Im vorliegenden Fall ist natürlich Phosphor der maßgeblich steuernde Faktor. Da in unseren Gewässern durchaus ähnliche Verhältnisse wie bei den Experimenten vorliegen können, darf man Voraussagen versuchen, welche Algenarten z.B. bei P-Zunahme gemeinsam prosperieren würden und welche Arten sich gegenläufig verhalten sollten.

Genau hier liegt die Stärke von Freilanduntersuchungen, daß trotz der gleichzeitigen Einwirkung einer Vielzahl von Einflußgrößen summarische Aussagen möglich sind. Will man allerdings Details über direkte Zusammenhänge einzelner Arten wissen, wäre dies sicher ein geeignetes Feld für Laborversuche. Trotzdem sei am Beispiel der nachfolgenden Tabelle aufgezeigt, welche Veränderungen der Korrelationsfaktoren sich ergeben, wenn man bei partieller Korrelation jeweils nur den Einfluß einer Art konstant hält.

Korrelierte Arten	konstant gehaltene Variable													
	0	Aphano.	Coelos.	Microc.	Anabae.	Synedr.	Cyclot.	Fragil.	Cerati.	Peridi.	Gymnod.	Crypto.	Rhodom.	Dinobz.
Aphano. - Cerati.	-5754	-5756	-5744	-5363	-5671	-5229	-5739		-5065	-5334	-4371	-3096	-5393	
Aphano. - Rhodom.	6954	6962	6949	6720	6950	6853	7419	5496	6577	6594	5811		6670	
Microc. - Synedr.	5596	5592	5291	5449		5626	5635	5570	4360	5591	5602	5580	5686	
Synedr. - Peridi.	5771	5746	5379	4621	5200		5714	5804	6577		5807	6036	5926	5767
Fragil. - Rhodom.	4151	5285	4128	4113	4050	4166	4235		4506	4124	4020	1408		4034
Cerati. - Peridi.	7247	6873	7604	7624	6892	7721	7117	7230			7200	6919	6937	7216
Cerati. - Crypto.	-5158	-3351	-5154	-5132	-4770	-5221	-4944	-5377	-4405	-4725		-1666	-4632	
Cerati. - Rhodom.	-5630	-2771*	-5626	-5607	-5248	-5635	-5443	-5851	-5037	-5162	-3087		-5074	
Peridi. - Microc.	4057	4172	3665	3799	1224	4152	4013	5131		4022	4044	4053	4279	
Crypto. - Aphano.	4779	4791	4766	4408	4798	4538	5075	2585	4154	4394			-1016**	4293
Crypto. - Rhodom.	7559	6710	7553	7546	7393	7564	7455	7018	6575	7263	7373			

** Neg. Korrelation, nicht signifikant (90,8% Wahrscheinlichkeit.)

* wenn Aphano. und Anabae. gleichzeitig konstant: Corr.fakt. = -2630

wenn Aphano. und Crypto. gleichzeitig konstant: Corr.fakt. = -0748 (nicht signifikant, 83,4%)

171 Freiheitsgrade, P 0,001 (F = 0,001 bei Corr.faktor .2300)

Tab. 11 Partielle Korrelationen der Arten

4 DISKUSSION

4.1 Phytoplanktonentwicklung

Fügt man Phosphor mit unterschiedlicher Zufuhr rate einer natürlich limnischen Biozönose zu, so sind folgende Reaktionen denkbar:

1. Zunahme der Individuenzahl bzw. Biomasse, weil Phosphor wachstumsbegrenzende Komponente ist.
2. Rückgang der Biomasse bzw. der Individuenzahl bisher dominierender Arten, weil Phosphor in überoptimaler Konzentration vorliegt, oder die Konkurrenzsituation sich zugunsten anderer Arten verschiebt.
3. Kein Einfluß der Phosphorzufuhr.

Alle diese Veränderungen können schnell oder verzögert erfolgen. Die beobachteten Veränderungen können unmittelbare oder mittelbare Wirkung der P-Zugabe sein.

Diese Möglichkeiten könnten in den vorliegenden Experimenten allesamt verifiziert sein. Sie sollen im folgenden mit den zugrunde liegenden Reaktionsmechanismen diskutiert werden.

Das ursprüngliche Konzept war eine Untersuchung mit unterschiedlicher N ä h r s t o f f - Zufuhr rate. Die letzte Beschränkung auf P h o s p h o r als "wichtigsten" Nährstoff, sollte deshalb nochmals begründet werden. Zwar

konnte man davon ausgehen, daß einige Algenarten unter Umständen nicht durch Phosphor limitiert würden und deshalb nicht auf ihre Reaktion bezüglich unterschiedlichem Düngemodus untersucht werden könnten. Um sie mit zu erfassen, hätte man im Hinblick auf Diatomeen wahrscheinlich noch Silizium, ansonsten als meist zweitwichtigsten limitierenden Faktor Stickstoff hinzufügen müssen. Ein Beispiel für versagende Phosphatdüngung innerhalb der Versuche ist die fehlende Reaktion von *Fragilaria*, *Cyclotella* und *Synedra*. Einerseits hatte man zwar gerade von Diatomeen solch ausbleibende Reaktionen erwarten können, andererseits zeigte *Fragilaria* in den Versuchen von KILHAM & KILHAM (1978) als einzige der vier getesteten Diatomeen deutliche positive Reaktionen bei jeder Art der dort vorgenommenen Nährstoffzufuhr. Der Grund für die verschiedenen Reaktionen ist wohl vor allem in den unterschiedlichen Ausgangssituationen zu suchen. Nicht nur Art und Menge der zugegebenen, sondern auch der vorher vorhandenen Nährstoffe sind von Bedeutung.

In der vorliegenden Untersuchung schien nur *Stephanodiscus* als einzige planktische Diatomee mit deutlicher Biomassezunahme auf Phosphatzufuhr zu reagieren. Wegen der insgesamt zu geringen Individuenzahl wurde die Art jedoch nicht quantitativ exakt erfaßt. Verschiedene Arten aus der Ordnung der Pennales reagierten ebenfalls positiv, sind aber wohl überwiegend als Epiphyten einzuordnen.

Für eine Beschränkung auf Phosphor als einzig zugesetzten Nährstoff sprach neben den anfangs erwähnten und dargestellten Ergebnissen der Vorversuche vor allem der Gedanke, daß bei der an sich schon übergroßen Komplexität des Systems jede Vereinfachung eine spätere Interpretation erleichtern würde. Außerdem ist die überragende Bedeutung des Phosphors auf das Algenwachstum längst bekannt und vielfach belegt. SMITH (1979) gibt an, daß ein See etwa ab einem Verhältnis $N : P = 13$ phosphorkontrolliert sei. Der N:P-Wert für den Seeoner See liegt bei ca 25 bis 30. Wenn bei P-Werten, die mehr als ein oder zwei Zehnerpotenzen höher liegen als im vorliegenden Fall, noch eine Korrelation Phosphor-Chlorophyll a nachweisbar ist (ALLAN & ROY, 1980), so spricht auch dies meines Erachtens noch für die Bedeutung des Phosphors.

Andererseits gibt es auch Untersuchungen, die selbst innerhalb eines Sees, den vorübergehenden Wechsel von P zu N als wichtigsten limitierenden Faktor belegen (EDMONDSON, 1970). Der von verschiedenen Autoren geäußerte Verdacht, daß auch der Kohlenstoff limitierend sein könnte, erscheint mir dagegen als weitgehend widerlegt, wenn man von sehr extremen Bereichen der Eutrophierung absieht. Dies bestätigen zum Beispiel die Untersuchungen von SCHINDLER et al. (1972), die zu dem Ergebnis kamen, daß das CO_2 aus der Atmosphäre bei P- und N-Zufuhr praktisch immer für eine Eutrophierung ausreiche. Nach ihren Daten war unter

natürlichen Bedingungen übrighs immer mehr CO₂ im Wasser, als physikalisch zu erwarten gewesen wäre. Dagegen kann eine künstliche CO₂-Zufuhr (inclusive der resultierenden pH-Erniedrigung) zu einer Artenverschiebung führen. Es kann ein Wechsel von einer Blaualgendominanz zur Dominanz von Chlorococcalen ausgelöst werden (SHAPIRO, 1973).

Artenverschiebungen bzw. eine Zusammenschau und Interpretation der im Kapitel 3.7.3 aufgezeigten Ergebnisse soll der nächste Punkt dieser Ausführungen sein.

Die Ergebnisse zeigen, daß man im Normalfall davon ausgehen kann, daß kleine Arten relativ schnelle Reaktionen auf Phosphorzufuhr zeigen und auch auf häufige Zufuhr jeweils geringer Dosen deutlich ansprechen. Dieses Verhalten kann hier anhand von *Aphanothece*, der "coccalen Minimalgen" und *Rhodomonas* belegt werden. Auch *Dinobryon* ist dieser Gruppe zuzurechnen, mit der Einschränkung, daß sie empfindlich auf zu hohe Dosierung zu reagieren scheint. Das gilt wohl für viele Vertreter der *Chrysophyceae*, aber auch für viele Diatomeen. Daß außerdem für Diatomeen Phosphor als einziger zugesetzter Nährstoff nicht zur deutlichen Produktionserhöhung geeignet war, wurde bereits auf der vorhergehenden Seite angesprochen. Die anderen kleineren Grünalgen (*Monoraphidium*, *Elakatothrix*, *Oocystis* und *Chodatella*) verhielten sich so indifferent, daß sie keinerlei klare Aussage zuließen. Daß *Microcystis* trotz der

kleinen Zellgröße zwar deutlich positive, aber v e r z ö -
g e r t e Reaktionen zeigte, dürfte an ihrem Vorkommen in
Kolonien liegen. Die häufigste Art, *Microcystis wesenbergii*,
bildet relativ kompakte Kolonien hoher Zelldichte. In
dieser dichten "Packung" der Zellen unterscheidet sie sich
z.B. von *Aphanothece* und vor allem von *Coelosphaerium*. Auch
die Gallerte scheint dichter zu sein, auch verglichen mit
der von *Microcystis aeruginosa*. Die Koloniegroße lag meist
zwischen 30 μm und 110 μm $\emptyset$. Jede Kolonie beinhaltet et-
wa 1 000 bis 10 000 Einzelzellen. *Microcystis* ist also si-
cher zu den Arten zu rechnen, die auf Eutrophiezunahme po-
sitiv reagieren (OLRIK, 1973 a, und WILLEN & WILLEN, 1979).
Trotz ihres geringen Einzel-Zelldurchmessers von nur et-
wa 3 μm darf sie aber bezüglich ihrer Reaktionen auf P-Zu-
fuhr nicht in die Gruppe der kleinen Algen gestellt werden.
Als Kolonie verhält sich *Microcystis* wie große Plankter.
Typische Reaktionen dieser großen Arten innerhalb der durch-
geführten Experimente sollen noch am Beispiel von *Peridinium*
cinctum, *Ceratium hirudinella*, *Mougeotia spec.*, *Gymnodinium*
fuscum und *Ceratium cornutum* aufgezeigt werden.

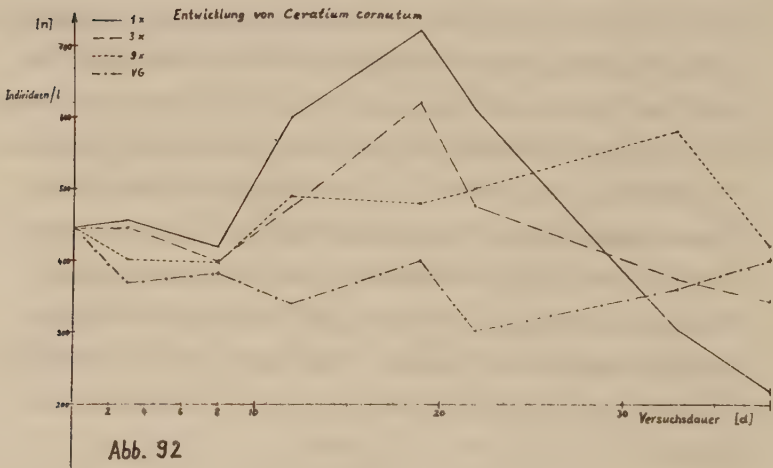
Diese großen Algenarten haben teilweise ein etwa 1 000-fach
größeres Volumen als die kleinsten Arten (Bild Nr. VII und
VIII im Anhang - *Cyclotella* auf *Ceratium* - veranschaulicht
solche Größenunterschiede). So ist es nicht verwunderlich,
daß auch ihre Verdoppelungszeiten sehr viel höher sind.
BÜRGI et al. (1979) gibt folgende Teilungsintervalle (unter

natürlichen Bedingungen) für kleine Algen an: *Cyclotella* spec. (klein): 4,7 Stdn.; *Rhodomonas lacustris*: 8 Stdn.; *Chlamydomonas reinhardtii*: 7 Stdn. Dagegen liegen sie für *Peridinium cinctum* bei 50 Stdn. und für *Ceratium hirundinella* bei 75 Stdn.

Diese langsame Teilung wird aber nach den Versuchsergebnissen offensichtlich kompensiert durch die Möglichkeit, Phosphor über lange Zeit hinweg zu speichern. So ist erklärlich, daß *Peridinium*, selbst bei einmaliger Düngung zu Versuchsanfang, noch in der zweiten Versuchshälfte bzw. bis zum Schluß hohe Biomassen produziert (Abb. 62). Eine noch ausgeglichene, aber ebenfalls anhaltende Biomasseentwicklung zeigen *Ceratium hirundinella* und *Mougeotia*. *Gymnodinium fuscum* reagiert auf Phosphorzugabe gegenteilig, das heißt mit einem deutlichen Biomasserückgang. Trotzdem sieht man auch hier, daß Änderungen der Umgebungsbedingungen bei diesen Formen meist keine extremen, sondern eher allmähliche Populationsverschiebungen auslösen.

Ceratium cornutum, von gleicher Größe wie die häufigere Art *C. hirundinella*, tritt im Klostersee nur periodisch und nie häufig auf. In einem Experiment erreichte sie jedoch Biomassewerte bis etwa 25 mg/m^3 (Frischgewicht), so daß sie in diesem Versuchszyklus quantitativ miterfaßt wurde. Die Entwicklung in den verschieden behandelten

Versuchsbecken ist in Abb. 92 dargestellt. Der Kurvenverlauf ist wohl am ehesten so zu interpretieren, daß auch diese Art angebotenen Phosphor aufnimmt und speichert. Sind dann die übrigen Bedingungen (Lichtklima, etc.) günstig, so kann sie bei der Vermehrung auf ihre "Vorräte" zurückgreifen.



Diese "luxury consumption" bezüglich Phosphor ist nun zweifellos unter den gegebenen Versuchsbedingungen mit der stoßweisen Phosphorzufuhr günstig. Gibt es aber unter natürlichen Bedingungen genügend Situationen, um so eine

phylogenetische Anpassung zu erreichen? Gegen diese Zweifel spricht jedoch mindestens ein plausibles Argument: Normalerweise ist der Phosphorgehalt im Hypolimnion der Seen und besonders am bzw. über dem Grund sehr viel höher als im Epilimnion bzw. der euphotischen Zone. Nun weiß man zum Beispiel von *Peridinium*, daß es zum Grund sinkt und sich dort mit Phosphor "auftankt". Danach kann der P-Gehalt etwa 1,5 % des Trockengewichts betragen. Durch Zirkulationsströmungen könnte *Peridinium* wieder in höhere Wasserschichten gebracht werden. Vor allem sind die Zellen jedoch eigenbeweglich und wandern aktiv (besonders bei Windstille) in die oberen Wasserschichten. In Oberflächennähe haben sie zwar nun genügend Licht, sind aber von einer weiteren äußeren P-Versorgung weitgehend abgeschnitten. Trotzdem können sie sich nun teilen, bis ihr Phosphorgehalt etwa 0,1 % des Trockengewichtes beträgt (SERRUYA et al., 1978). Das heißt, sie können etwa vier Teilungen durchführen und etwa die 15fache Biomasse erreichen, ohne auf äußere P-Versorgung angewiesen zu sein. Ist die so gewachsene Population dann wieder "P-verarmt", werden verstärkt Cysten gebildet, die zum Grund absinken, und der Kreislauf kann erneut beginnen.

Schwieriger als die schnellen Reaktionen der kleinen Algen und die verzögerten der großen Formen, die aber in beiden Fällen wohl ziemlich direkte Reaktionen auf die P-Zugabe sind, ist zum Beispiel das Verhalten von

Tetraedron minimum zu erklären. Die Art nimmt anfangs leicht zu, um in der zweiten Versuchshälfte wieder abzusinken. Da dies bei jedem Düngemodus geschieht, liegt es nahe, daß Tetraedron zwar positiv auf P-Zufuhr reagiert, sich später jedoch nicht mehr gegen ebenfalls stärker werdende Konkurrenten durchsetzen kann. Gleichzeitig kann man an diesem Beispiel auch die Grenzen der Untersuchung aufzeigen. Man kann unter den extrem komplexen in situ-Bedingungen "actio" und "reactio" noch in einen Zusammenhang bringen, wenn der Mechanismus ohne große Umwege funktioniert, und vor allem, wenn eine Wirkung deutlich stärker ist, als die Summe der vielen möglichen anderen Einflußgrößen. Man kann nur die Hauptstraßen, aber nicht alle Nebenwege der Vernetzungen verfolgen. Im Falle von Tetraedron könnte man natürlich ebenfalls verschiedenen Hypothesen nachgehen: Es wäre denkbar, daß diese Art besonders empfindlich auf Hemmstoffe reagiert, die von Blaualgen ausgeschieden werden. Aus Untersuchungen mit Algenkulturen ist bekannt, daß sehr viele Cyanophyceae andere Arten beeinträchtigen, während Diatomeen und Grünalgen andere Arten häufig fördern (BOMBOWNA et al., 1975). Die negative Korrelation der Blaualgen (bei Ausschaltung des P-Einflusses) mit allen anderen untersuchten Klassen (ausgenommen Chrysophyceae) könnte auch in diese Richtung weisen. Für Anabaena und Microcystis wurde z.B. nachgewiesen, daß sie Chlorellawachstum verhindern, ihrerseits aber durch

extrazelluläre Produkte von *Chlorella* gefördert werden (VINCENT & SILVESTER, 1979).

Im Falle von *Tetraedron* wäre noch daran zu denken, daß die Art von der Klassenzugehörigkeit, der Form und der Größe her bevorzugte Nahrung für Herbivoren sein könnte, und deshalb selektiv gefressen wird. Für beide Hypothesen wären jedoch weitere Untersuchungen notwendig (Bioassays gemeinsam mit anderen Arten, Magenuntersuchungen bei Herbivoren etc.). Bei *in situ*-Untersuchungen dieser Art muß man aber vermutlich damit leben, daß die erhaltenen Ergebnisse zum Teil (noch) nicht erklärbar sind.

Etwas außerhalb der zentralen Fragestellung lagen die Ergebnisse, die im folgenden besprochen werden sollen. Es fiel auf, daß einige Arten in extrem unterschiedlichen Biomassen zu verschiedenen Zeiten vorlagen bzw. zeitweise in den Proben sogar vollkommen fehlten. Im einzelnen waren dies vor allem: *Chroococcus spec.*, *Aphanizomenon gracile*, *Oscillatoria tenuis*, *Anabaena* (alle vorkommenden Arten), *Asterionella formosa*, *Ceratium cornutum*, *Gymnodinium helveticum*, *Peridinium willei*, *Uroglena americana*, *Synura* (vier Arten), *Mallomonas tonsurata*, *Mallomonas zellensis*, *Mougeotia spec.*

Andere Arten waren in den Becken zu finden (selbst im Referenzbecken), aber nicht in den Seeproben (*Pediastrum integrum*, - *tetras*, *Scenedesmus denticulatus*, - *brasiliensis*, - *bijugatus*, *Mougeotia spec.*).

Für das periodische Verschwinden gibt es folgende Erklärungen: Ein Teil der Algen hat die Möglichkeit, sich durch aktive Bewegung in einer bestimmten Tiefenregion zu halten, die für sie besonders günstig ist. Andere Arten (Blaualgen) können dies durch Auftriebsregulation mit Hilfe ihrer Gasvakuolen erreichen. OLRIK (1980) gibt dies als Grund an, weshalb Blaualgen bevorzugt in ruhigen, strömungsarmen Gewässern vorkommen, da sie nur dort diese Möglichkeit der "Ortstreue" haben. Diese Arten kommen teilweise überaus scharf stratifiziert vor, so daß sie bei Schöpfprobenahme in nur wenigen Tiefen unter Umständen vollkommen verfehlt werden. Dazu kommt noch, daß während des Sommers das Phytoplanktonmaximum in vielen Seen sehr tief liegt (BROOKS & MORTONSON, 1978). Herbst-Algenblüten entstehen nach diesen Autoren häufig durch Aufwärtsmischen. Aber selbst in Algenproben, die über die gesamte Seetiefe integriert geschöpft wurden, fehlen einzelne Arten, die unter Umständen kurze Zeit später zahlreich im Plankton vertreten sind. Dieses Phänomen ist mit dem obengenannten Verhalten nicht zu erklären. Einzelne, periodisch auftretende und oft Algenblüten bildende "Phytoplankter" sind ganzjährig im Sediment zu finden (KAPPERS, 1977), z.B. *Microcystis*, *Aphanizomenon* und *Oscillatoria*. Dabei kann das Milieu durchaus sauerstofffrei sein. *Microcystis* soll nach anaeroben Phasen sogar besser gedeihen (SIRENKO et al., 1969). Die Cysten, Sporen, Zygoten und Hormogonia der verschiedenen

Klassen können erstaunlich lange Zeiten lebend im Schlamm überdauern. So soll *Aphanizomenon* mindestens 18, *Anabaena* 64 Jahre im Schlamm überleben (LIVINGSTONE & JAWORSKI, 1980). Diatomeen waren nach 175 bis 275 Jahren noch teilungsfähig (STOCKNER & LUND, 1970), Chrysophyceencysten sollen unter Umständen noch dauerhafter sein als Diatomeen (CRONBERG, 1980).

Prüft man die Arten, die sich im Seener See durch eine ausgeprägte Periodizität auszeichnen, so sind sie zum Großteil beweglich oder können ihren Auftrieb regulieren. Der Rest bzw. auch ein Teil der mit "Auftriebshilfen" versehenen Arten gehört zu denen, die im Schlamm überdauern können.

Für das Auftreten von *Pediastrum*-, *Scenedesmus*- und *Mougotia*-Arten, in den Proben aus den Versuchsbecken, ist eine andere Erklärung denkbar, da sie gleichzeitig in den Seeproben fehlten. Sie wurden, zwar nicht häufig, aber ausnahmslos, auch auf den Polyäthylenstreifen gefunden, die zur Aufwuchsbestimmung dienten. Da dies auch in den ungedüngten Becken der Fall war, kann es nicht an Nährstoffänderungen gelegen haben. Es bleiben daher nur zwei Möglichkeiten. Da alle Arten auch im Aufwuchs vorkamen, war es naheliegend, daß sie in planktonischer Lebensweise weniger erfolgreich waren als in "epiphytischer" bzw. benthischer, und man in den Becken losgelöste, ursprünglich sessile Algen fand. Dieser Erklärung würde auch das geringe

Vorkommen der häufigsten Mougeotia-Art in den Seeproben nicht unbedingt widersprechen. Die Seeproben wurden in unmittelbarer Nähe der Außenwände genommen. Es ist denkbar, daß sich Teile des Aufwuchses losgelöst hatten und in die Proben gelangt sind. Eine andere Denkmöglichkeit läßt sich sogar durch das Vorkommen außerhalb der Behälter weitgehend entkräften. Da alle Becken möglichst gleich behandelt wurden, wurden sie etwa jeden dritten Tag mit dem Elektrorührer durchmischt. Dies geschah nicht nur in den kontinuierlich gedüngten Becken, sondern auch in den übrigen, sowie im Referenzbecken. Obwohl das Rühren horizontal und nur bis etwa einen halben Meter über Grund erfolgte, wäre es denkbar, daß durch diese Manipulation Algen, die vielleicht am Grunde lebten, auch in höhere Wasserschichten gelangt sind. Ich halte dies für unwahrscheinlich, kann aber die Möglichkeit nicht ausschließen. Ein Auftreten außerhalb der Becken kann damit jedoch nicht erklärt werden.

Einen anderen Effekt des häufigen horizontalen Rührens halte ich dagegen für sehr viel bedeutsamer. Es ist durchaus denkbar, daß die genannten Arten ohne "Störung" fast nur im Aufwuchs zu finden gewesen wären und sie erst durch die künstlich erzeugte Strömung abgelöst und zu Planktern "gemacht" wurden.

4.2 Bilanzierung

Die zusätzliche Phosphatzufuhr bewirkt, daß der Gesamtphosphorgehalt auf etwa den dreifachen Wert gegenüber dem normalen See-Milieu gesteigert wird. Da Phosphor mit Sicherheit der am stärksten limitierende Faktor ist, erhöht sich dadurch die Phytoplankton-Biomasse. Ihr stärkster Anstieg erfolgt bei der kontinuierlichen Düngung. Die Biomasse erreicht in diesem Falle knapp den doppelten Wert des Referenzbeckens. Bei einmaliger Düngung wird eine Steigerung von maximal 50 %, bei dreimaliger Zufuhr von etwa 60 % im Mittel erreicht. Somit bleibt die Frage, welche Faktoren trotz Phosphor-Limitierung einen in etwa proportionalen Biomasseanstieg verhindern, und wo die Gründe für die verschiedene Biomasseentwicklung in den unterschiedlich gedüngten Becken zu suchen sind.

Da zur Beantwortung verschiedene Faktoren betrachtet werden müssen, die überdies in einer ständigen dynamischen Wechselbeziehung zueinander stehen, können die wichtigsten Parameter nicht gänzlich getrennt diskutiert werden. Es soll deshalb versucht werden, sie gemeinsam zu bilanzieren.

4.2.1 Sedimentationsbedingungen

Im Referenzbecken wurde innerhalb der Versuchsdauer jedem Liter Wasser, der sich oberhalb der Sedimentfalle befand, zwischen 6 und 12 μg Phosphor durch Sedimentation entzogen. Legt man einen Anfangs-P-Gehalt von im Mittel 30,5 μg P/l zugrunde, so bedeutet das, daß im Referenzbecken innerhalb eines Versuchszeitraumes zwischen 20 und 40 % des ursprünglich vorhandenen Phosphors absedimentierten. Da man je nach Ausmaß der trophogenen Zone mit einem Sedimentationsverlust des partikulären Phosphors von etwa 2-4 % pro Tag rechnet (GÄCHTER, 1968), würde eine entsprechende Berechnung im vorliegenden Fall folgendermaßen aussehen:

Im Durchschnitt lagen zu Versuchsbeginn 16 μg P/l als partikulärer Phosphor vor. Legt man einen Entzug von 2 % pro Tag zugrunde, würden nach der mittleren Versuchsdauer von 32 Tagen noch 8,38 μg /l vorhanden sein. Da der Gesamt-P-Gehalt 30,5 μg /l betrug, wurden dem Wasser nach dieser Rechnung ca 27 % des Phosphors durch Sedimentation entzogen. Die tatsächlich gefundenen Werte (20-40 %) stimmen deshalb gut mit diesen Literaturwerten überein, zumal man annehmen kann, daß durch die besonderen Bedingungen in den Algenzuchtbecken die Sedimentation dort etwas höher liegen dürfte als im Freiwasser. Auch die Sedimentationswerte in den gedüngten Becken lassen sich gut in diesen Rechenansatz einordnen.

Ein Ergebnis weicht allerdings stark von diesen Erwartungswerten ab. Man könnte davon ausgehen, daß die Sedimentationswerte für den See ähnlich denen sind, die im Referenzbecken (Mittelw.: $9,1 \mu\text{g P/l}$) erhalten wurden. In Wirklichkeit lagen die Werte für den See fast viereinhalbmals so hoch wie die Werte im Referenzbecken. Mit $40,3 \mu\text{g P/l}$ der Wassersäule oberhalb der Sedimentfallen

- war der Wert höher als jeder Mittelwert aus den verschiedenen gedüngten Versuchsbecken;
- war mit einer einzigen Ausnahme selbst jeder Einzelwert höher als alle anderen Werte aus den gedüngten Becken;
- betrug die pro Liter sedimentierte P-Menge 132 % des ursprünglich vorhandenen Gesamtphosphors.

Durch die Verwendung gleicher Sedimentfallen (Abb. 5a, b) und aufgrund der Zahl gut übereinstimmender Daten aus sechs Versuchen können Meßfehler ausgeschlossen werden. Deshalb ist zu erklären, weshalb scheinbar mehr als der gesamte vorhandene Phosphor aussedimentiert ist.

Die einfachste Erklärung wäre ein hoher Phosphor-Import in den See. Im Rahmen dieser Arbeit konnte die P-load nicht gemessen werden. Da der See seinen Phosphor mit Sicherheit aus sehr vielen, zum Großteil diffusen Quellen erhält (Grundwasser, Wiesendüngung, etc.), wäre eine Messung überaus schwierig und umfangreich. Es gibt jedoch die Möglichkeit, die P-load näherungsweise zu berechnen,

indem man Eutrophierungsmodelle quasi "rückwärts" anwendet. Diese inzwischen ausreichend als tauglich verifizierten Modelle (z.B. VOLLENWEIDER, 1968; SAKAMOTO, 1966; NYHOLM, 1978) machen mit Hilfe der P-load und anderer Meßgrößen (Seenmorphologie, Wasseraustauschzeit usw.) Vorhersagen über die zu erwartende Biomasse. Setzt man nunmehr die bekannte Biomasse und die übrigen gemessenen Größen ein, so kann man umgekehrt die P-load errechnen. Dabei kommt man zu Größenordnungen, die für einen Versuchszeitraum bei einigen wenigen Prozent des vorhandenen Phosphors liegen und die somit für das geschilderte Phänomen kaum eine Rolle spielen können.

Es gibt jedoch eine andere - wie ich meine, plausible - Erklärung, die im folgenden dargestellt und begründet wird. Wie man aus der Tiefenkarte (Abb. 2) erkennen kann, liegt die Stelle, an der die Versuche durchgeführt wurden, nahe einer Untiefe, die quer durch den See zieht. Außerdem ist der ganze Seeteil, der nordwestlich (= Hauptwindrichtung) der Versuchsbecken liegt, relativ flach. Absedimentiertes Seston erreicht dort den Grund noch innerhalb des Epilimnions (Abb. 93). Das wiederum bedeutet, daß freiwerdendes Phosphat sofort wieder in das Epilimnion eingemischt werden kann. Zwar wirkt nach verbreiteter Lehrbuchmeinung das Sediment als P-Falle, wenn eine Sauerstoffkonzentration von mehr als 3 mg/l über den Seegrund gemessen werden kann

(GÄCHTER, 1976). Noch einen Schritt weiter gehen die Aussagen von SCHINDLER et al. (1976). Nach ihren Befunden wird der größte Teil von zugegebenem Phosphor nicht nur im Sediment festgelegt, sondern weder unter aeroben noch unter anaeroben Bedingungen in nennenswerter Weise an das Wasser zurückgegeben. Ganz andere Ergebnisse brachten dagegen die Untersuchungen von TESSENOW (1972). Besondere Bedingungen der Feinstruktur im Übergangsbereich Wasser/Sediment können bewirken, daß die P-Regeneration nicht nur unter anaeroben, sondern auch unter aeroben Bedingungen hoch ist. Ich glaube, daß alle sich scheinbar so widersprechenden Aussagen richtig sein können. So wird vermutlich in tieferen Seen, vor allem bei reichlichem Vorhandensein von Eisen (Bildung von Eisenphosphat) der See als gute und dauerhafte Nährstoff-Falle wirken, während mindestens in dem beschriebenen Teil des Seeoner Sees Verhältnisse herrschen, die eine hohe P-Regeneration gewährleisten. Dies würde bedeuten, daß ein Großteil des absedimentierten Phosphors schnell wieder in Lösung geht und im gut durchmischten Epilimnion verteilt wird. Dies gilt nicht für den Phosphor aus dem Seston der Sedimentfallen. Sie sind wirklich das, was der Name "Falle" besagt. Die Stoffe können hinein, aber nicht mehr heraus. GESSNER (1955) deutete bereits diese Möglichkeit an, die aber später von mehreren anderen Autoren nicht akzeptiert wurde. Führt man aber Berechnungen der oben genannten Art mit Meßdaten anderer Arbeiten durch (z.B.

DÜRRSTEIN, 1977), so sieht man, daß das geschilderte Phänomen kein Einzelfall ist. Es wurde lediglich nicht darauf hingewiesen bzw. die Daten wurden nicht in dieser Richtung ausgewertet. Während also im flacheren Teil des Sees ein ständiger Kreislauf zwischen Sedimentation und Rücklösung herrscht, der nicht obligatorisch über den Seegrund gehen muß, sondern als "Kleiner P-Kreislauf" auch im Freiwasser abläuft, bleibt der Phosphor, der in die Sedimentationszylinder gerät, unwiderruflich darin (ausgenommen sind Diffusionsvorgänge, die wegen ihrer Langsamkeit vernachlässigt werden können). Man findet deshalb am Seegrund - interessant ist in diesem Zusammenhang vor allem der Litoral- bzw. Flachwasserbereich - den sedimentierten a b z ü g l i c h den r ü c k g e l ö s t e n Phosphor, also die "Netto-Sedimentation", während in der Falle die "Brutto-Sedimentation" gemessen wird.

Nicht ganz ausgeschlossen werden kann ein zusätzlicher Sedimenteintrag, der aus Erosionsvorgängen im Uferbereich stammen müßte. Für wahrscheinlich halte ich diese Möglichkeit nicht, da die Ufer in diesem Bereich meist steil abfallend sowie dicht bewachsen und durchwurzelt sind. Durch Wellenschlag, der sich bei einem so kleinen See in Grenzen hält, kann deshalb vermutlich nicht viel Sediment eingebracht werden. Erosion durch Wellen bzw. durch Strömungen im Bereich der angesprochenen Untiefen kann man wohl vollkommen ausschließen. Zur Erosion von Sedimenten wäre eine Mindest-Strömungsgeschwindigkeit von etwa 15 cm/sec nötig, die wohl nie erreicht wird.

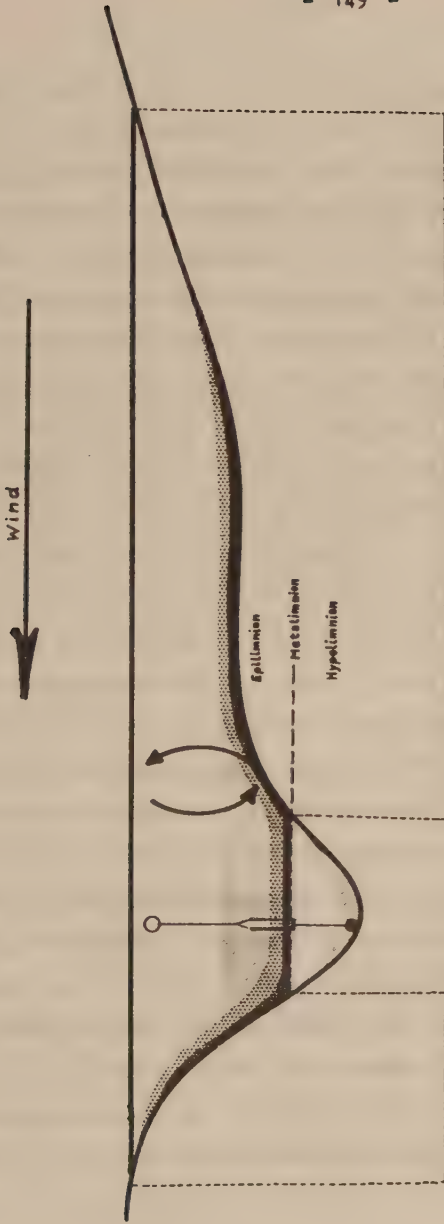


Abb. 93 Sedimentation und Rückläufigkeit

4.2.2 Wandaufwuchs

Wie im Kap. 3.6 der Tab. 9 zu entnehmen war, war in fast allen Fällen am Schluß der Versuche die Biomasse des Wandaufwuchses höher als die Phytoplanktonbiomasse innerhalb der Becken. Es ist aber zu berücksichtigen, daß über den größten Teil der Versuchszeit nahezu keine Veralgung der Wände sichtbar war. Nach dem Einsetzen einer sichtbaren Besiedelung erfolgte jedoch ein rapides Wachstum, das dann nach wenigen Tagen zum Abbruch der Versuche führte, weil die Fragestellung das Phytoplankton und nicht benthische Algen betraf. Trotz seiner physiologischen Unbedenklichkeit scheint das inerte aber sehr glatte Polyäthylen für diese verzögerte Besiedelung verantwortlich zu sein. So wurde in Besiedlungsexperimenten mit verschiedenen Substraten gezeigt, daß die Biomasse (gemessen als partikulärer Kohlenstoff) nach einem bestimmten Expositionszeitraum auf sterilem Fels etwa zweieinhalbmal so hoch war wie auf Glas. Auf natürlichem Fels war die Besiedlung sogar etwa zwanzigmal höher (LOEB, 1981). Auch das schnelle Wachstum nach Einsetzen einer Besiedlung scheint mir erklärbar. Man kann bei Algen von einem potentiell exponentiellen Wachstum ausgehen. Rechnet man von der Endbiomasse zurück, so sind nur 7 Teilungen notwendig, um unter 1 % bzw. 10 Generationen zurück, um unter 1 o/oo der Endbiomasse zu kommen. Da Produktionsmessungen im See zeigten, daß bei ausreichend hoher

Sonnenintensität eine theoretische Verdoppelungszeit von etwa 8 Stunden erreicht wird, ist so ein schnelles Wachstum gut vorstellbar. Da die Versuchseinheit außerdem im Pelagial des Sees abgesenkt wird, ist anzunehmen, daß an den Wänden kein allzustarkes grazing stattfinden dürfte, da Herbivoren, die auf epiphytische Nahrung spezialisiert sind, weitgehend fehlen dürften.

Es bleibt also festzuhalten, daß der Aufwuchs erst am Ende der Versuche eine Rolle spielte, dann aber durch sein schnelles Wachstum einen erheblichen Teil der Nährstoffe band. Der Abschattungseffekt spielte bis zum Schluß keine besondere Rolle, da die Absolutwerte der "epiphytischen" Algen nur bei ca $0,3-3,0 \text{ g/m}^2$ (Frischgewicht) lagen.

4.2.3 Bilanz

Mit den vorhandenen Daten kann eine Phosphorbilanz innerhalb jeweils eines Experiments versucht werden. Bekannt sind die Phosphorwerte zu Versuchsbeginn und -ende, die gemessene P-Sedimentation und die zugegebene P-Menge. Einzige Unbekannte ist der Phosphor, der im Wandaufwuchs inkorporiert ist. Eine Zufuhr von außen wäre nur auf zwei Arten möglich: Es könnte Phosphor aus dem Bodensediment rückgelöst werden. Da der Grund jedoch meist unterhalb der Sprungschicht lag, trotzdem aber noch O_2 versorgt war, kann diese Möglichkeit weitgehend ausgeschlossen werden.

Die andere Möglichkeit ist der P-Eintrag aus der Atmosphäre. Staubeintrag ist durch die Umgebung des Seener Sees sicher bedeutungslos. Jedoch können im Regenwasser oft erhebliche Phosphatmengen enthalten sein. Andererseits kann man davon ausgehen, daß während eines Versuchszeitraums höchstens etwa 10 cm Niederschlag fallen. Das bedeutet aber, daß nur etwa 1 % der vorhandenen Wassermenge in Form von Niederschlag den Becken zugeführt wird. Somit wird auch dieser P-Eintrag bedeutungslos. Damit kann man sich auf die oben genannten Komponenten beschränken. Da beim Wandaufwuchs die Biomasse bekannt ist, kann man dieser Biomasse den fehlenden Phosphor der Bilanz zuschreiben. Berechnet man nun den Phosphor pro Biomasse bei Phytoplankton und Aufwuchs, so sollten die Ergebnisse größenordnungsmäßig gleich sein, da in nicht unerheblichem Maße identische Arten sowohl benthisch als auch planktonisch auftauchen.

Wie bei den Ergebnissen gezeigt wurde, stimmen die Daten tatsächlich gut überein (Tab. 9). Für den Aufwuchs ergab sich ein Mittelwert von 1,42 % P im Frischgewicht. Beim Plankton lag der Anteil bei 1,91 %. Dieser Test spricht dafür, daß nicht irgendwo Phosphor in größeren Mengen "verloren ging". Ein weiteres Indiz für die Richtigkeit der Werte ist die der Phytoplanktonbiomasse gegenläufige benthische Biomasse bei Ende der Versuche. Eine Woche früher, ehe die Aufwuchsentwicklung richtig eingesetzt hat,

treffen sich dagegen die Gesamtphosphor-Kurven etwa in einem Punkt, wie dies zu erwarten wäre.

4.2.4 Gesamtbiomasse und Übertragbarkeit auf Seeverhältnisse

Zur Beurteilung des Eutrophierungszustandes von Gewässern wird immer häufiger die Biomasse anstelle der Produktion herangezogen, wenn eine Entscheidung zwischen beiden notwendig ist. Mit neuesten Methoden ist sie schnell zu messen (in situ-Chlorophyll-Lumineszenz) und gibt die beste Einzelinformation über den Trophiegrad (CARLSON, 1977; McALLISTER et al., 1961; ANTIA, 1963).

Betrachtet man allein die Biomasseentwicklung des Phytoplanktons, so wird, integriert über die gesamte Versuchsdauer, bei möglichst gleichmäßiger Düngung die höchste Biomasse erzeugt. Dieser Befund wird noch deutlicher, wenn man versucht, über den tatsächlichen Versuchszeitraum hinaus zu extrapolieren. In den ein- und dreimal gedüngten Becken nimmt die Biomasse gegen Versuchsende bereits wieder ab, während sie im neunmal gedüngten noch deutlich ansteigt.

Neben der Frage, wie die Entwicklung nach der tatsächlichen Versuchsdauer aussehen würde, ist die Frage nach der Übertragbarkeit der Ergebnisse auf Seeverhältnisse wohl am interessantesten. In beiden Fällen liegt es nahe, nach den Faktoren zu suchen, die nach der Biomassezunahme den

Rückgang bewirken. Wie aufgezeigt, erfolgte durch höhere Algenproduktion auch ein Anstieg des Zooplanktons. Da bei neunmaliger Düngung der Biomasseanstieg der Algen erst spät auftrat, konnte sich die verzögert folgende erhöhte Zooplanktonproduktion nicht mehr manifestieren. Sie wäre jedoch sicher ebenso erfolgt. Der Vorgang dürfte im See bei erhöhter Nährstoffzufuhr gleichartig ablaufen wie in den Versuchsbecken.

Der zweite Faktor, der eine wesentliche Rolle spielt, ist die Sedimentation. Bei höherer Produktion steigt auch die Sedimentation. Ihr Einfluß wird in großen und tiefen Seen dem ähneln, wie er in der Versuchsanlage vorliegt. Das heißt, es kommt zu einer ständigen, durchaus merklichen Nährstoffverlagerung aus der trophogenen Zone ins Hypolimnion. Dies betrifft nicht nur die in den Algen inkorporierten Stoffe. Durch Seston kann auch ein erheblicher Teil der gelösten Phosphate aus dem Wasser entfernt werden (GUNATILAKA, 1978). Die Richtung dieses Transportes wird erst während der herbstlichen Vollzirkulation umgekehrt. Bei flachen Seen oder Seeteilen kann der Nährstoffentzug nicht im gleichen Maße erfolgen. Neben dem im epilimnischen Wasserkörper erfolgenden "kleinen Kreislauf", der in jedem Falle eine überragende Bedeutung besitzt (COOK & KENNEDY, 1978; HALMANN & STILLER, 1978), werden auch die zum flachen Grund abgesunkenen Nährstoffe laufend wieder eingemischt. Bei flachen und nicht geschichteten Seen

spielt somit der Nährstoffentzug durch Sedimentation eine untergeordnete Rolle. Letzter wichtiger Faktor ist der Wandaufwuchs. Er ist eine "störende Nebenerscheinung" der Versuchseinrichtung und erschwert die Übertragbarkeit auf Seeverhältnisse. Nach Beginn der Besiedlung scheinen die benthischen Algen den planktonischen überlegen zu sein. Sie erhöhen ihre Biomasse bei gleichzeitiger Abnahme des Phytoplanktons. Auch die maximal erzielbare Biomasse bei einer bestimmten Nährstoffkonzentration ist offensichtlich höher als beim Phytoplankton. Es ist nicht Thema dieser Arbeit, die benthische Produktion zu untersuchen. Jedoch scheint naheliegend, daß im mehr oder weniger zweidimensionalen Raum dieser Organismen der "kleine Nährstoffkreislauf" noch viel effektiver stattfinden kann als im Freiwasser. Die angehefteten Organismen werden außerdem vermutlich zu einem hohen Prozentsatz an Ort und Stelle abgebaut, das heißt, der Verlust durch Sedimentation ist niedriger. Dieser insgesamt viel effektivere Nährstoff-turnover bewirkt auch, daß die Produktion noch weitergeht, auch wenn die Aufwuchspopulationen mit steigender Biomasse an Phosphor verarmen (Tab. 9). Der Grenzwert für diese Entwicklung dürfte etwa in den Werten der Vergleichsbecken vorliegen. Der P-Gehalt beträgt dort nur noch im Mittel 0,46 % vom Frischgewicht. Das bedeutet, daß selbst in den einmal gedüngten Becken, die die höchste sessile Biomasse haben, noch eine Verdoppelung bis Verdreifachung des Wandaufwuchses zu erwarten gewesen wäre.

Ein Hinweis für die nicht so effektive Phosphatnutzung des Phytoplanktons ist auch die Tatsache, daß trotz P-Limitierung immer um die 40 % des Gesamtphosphors gelöst im freien Wasser vorlägen. Direkte und indirekte Ursachen sind wahrscheinlich für diese schlechte "availability" verantwortlich. Zum einen sind die Nährstoffe durch den erweiterten (dreidimensionalen) Raum für die Organismen schlechter e r r e i c h b a r , zum anderen möglicherweise auch schlechter v e r w e r t b a r (AARONSON & PATNI, 1976; PEARL & DOWNES, 1978; KRAUSE & STEGMANN, 1961; SCHAFFNER & OGLESBY/OGLESBY & SCHAFFNER, 1978), da auch die Destruenten das Problem des "erweiterten Raumes" haben. Die Abschätzung der Verwertbarkeit ist immer noch eines der großen ungelösten Probleme, auch wenn es schon interessante Ansätze für Lösungen gibt (GOLTERMAN, 1977).

Ein weiterer Faktor für das erfolgreiche Wachstum der Epiphyten dürfte die Tatsache sein, daß jede noch so leichte Strömung frisches Wasser (+ Nährstoffe) an sie heranträgt, während das Plankton, wie sein griechischer Name es ja deutlich macht, mit der Strömung verdriftet wird und somit unter Umständen keine Relativbewegung zum umgebenden Wasser hat. Die weitverbreitete Beweglichkeit von Phytoplanktonorganismen hat deshalb, wie allgemein angenommen wird, nicht nur den Sinn, sich in Wasserschichten mit guten Lebensbedingungen begeben zu können, sondern auch den, einer Nährstoffverarmung in unmittelbarer Umgebung der Organismen vorzubeugen. Es sei jedoch nochmals betont, daß

diese Aussagen hypothetisch sind, und Untersuchungen von Diffusionsgeschwindigkeiten im Zusammenhang zu Algenabständen für Aussagen notwendig wären. Ebenso könnten nur Feinschichtuntersuchungen bezüglich der verschiedenen Phosphatfraktionen, durchgeführt im unmittelbaren Wandbereich, Aufschluß geben über Effektivitäten im Nährstoffturnover.

Zusammenfassend kann man sagen, daß für Zeiträume, die in der Größenordnung der Versuchszeiten bzw. bis etwa eine Woche darüber liegen, die Ergebnisse wohl weitgehend auf den See Übertragbar wären. Aussagen über längere Zeiträume sind nicht möglich, vor allem wegen des im Versuch zwangsläufig implizierten Wandaufwuchses und der nicht bekannten weiteren Zooplanktonentwicklung. Jedoch scheint wahrscheinlich, daß die Gesamtphytoplanktonproduktion auch bei einer wiederholten P-Zufuhr mit etwa vierwöchiger Rhythmik und hoher Dosis niedriger sein dürfte, als bei kontinuierlicher P-Zufuhr gleicher Gesamtmenge. Im letzteren Fall scheint eher eine Art Klimax-Zustand erreichbar zu sein, auch wenn dieser natürlich durch eine Reihe anderer Faktoren (Wetter, etc.) ständig gestört wird.

5 ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird über Düngeversuche berichtet, die im Seesener Klostersee in 5 Plastikbehältern (Höhe: 8,5 m, $\varnothing$: 1,9 m, Volumen: 24 m³) durchgeführt worden sind.
2. Als Nährstoff wurde Orthophosphat gewählt, da Phosphor ein Minimumfaktor ist. Die Zufuhr erfolgte in Parallelversuchen in unterschiedlichen Raten: Es wurde jeweils einmalig, dreimalig (Abstand: je 9 Tage) und neunmalig (Abstand: 3 Tage) gedüngt. Die Gesamtmenge an zugeführtem Phosphor war bei allen Zufuhrraten gleich.
3. Die Dauer der Versuche wurde vom Algenaufwuchs an den Beckenwänden abhängig gemacht. Etwa drei bis vier Wochen nach Versuchsbeginn ist eine deutliche Besiedelung der Wände mit Aufwuchsalggen zu beobachten. Bereits nach einer weiteren Woche kann der Aufwuchs höhere Biomassen erreichen, als das Phytoplankton in den Becken. Da die Untersuchungen auf die planktischen Algen gerichtet waren, wurden die Versuche im Mittel nach 32 Tagen beendet.
4. Als Referenzwerte wurden Daten eines ungedüngten, ansonsten jedoch vollkommen gleich behandelten Beckens herangezogen. Außerdem wurden parallel alle Messungen und Probenahmen im See neben der Versuchseinrichtung durchgeführt.
5. Die Entwicklung der Phytoplankton-Gesamtbiomasse unterscheidet sich je nach Düngemodus. Die höchste Biomasse wird bei neunmaliger Düngung erzielt. Die Steigerung gegenüber dem Referenzbecken betrug bei einmaliger Düngung im Mittel ca. 40 %, bei neunmaliger Zufuhr etwa 90 %.
6. Die Reaktionen der 24 häufigsten Algenarten auf P-Düngung unterschiedlicher Zufuhraten werden dargestellt. Es zeigt sich, daß

kleine Arten (*Aphanothece clathrata*, *Rhodomonas minuta*, "coccale Minialgen") meist deutlich und schnell ansprechen, große Arten (*Peridinium cinctum*, *Ceratium hirudinella*, *Mougeotia spec.*, *Ceratium cornutum*) träger, dafür andauernder.

7. Kolonien sehr kleiner Zellen reagieren wie die erwähnten großen Arten auf die Phosphatzufuhr, sofern sie groß und kompakt (hohe Zelldichte!) sind (z.B. *Microcystis wesenbergii*).
8. Bei summarischer Betrachtung der Algenklassen werden die Cyanophyceae (Blaualgen) durch Phosphatdüngung jeglicher Zufuhrate, im Vergleich zu allen übrigen vorhandenen, am stärksten positiv beeinflusst.
9. Mit einer Korrelationsanalyse wird der Einfluß von Wetterdaten (Bewölkung, Sonnenscheindauer, Temperatur) auf das Algenwachstum untersucht. Eine gegenseitige Beeinflussung einzelner Phytoplanktonarten und zusammengefaßt zu Klassen, wurde mittels Kanonischen und Partiellen Korrelationsanalysen geprüft.
10. Da die Zooplanktonentwicklung der Phytoplanktonproduktion mit einer, je nach Art unterschiedlichen Verzögerung folgt, ergeben sich hier ebenfalls Unterschiede in Abhängigkeit vom Düngerrythmus. Zu Versuchsende ist die Zooplanktonbiomasse bei einmaliger Düngung am höchsten.
11. Die Messungen der Phosphorsedimentation ergaben große Unterschiede zwischen den Versuchsbecken einerseits und dem See andererseits. Die Sedimentationsrate ist im See im Mittel höher als in den gedüngten Becken (1,3 - 2 x) und mehr als viermal so hoch, wie im ungedüngten Referenzbecken.

12. Je nach Düngemodus ergeben sich Unterschiede im Phosphatgehalt sowohl des Phytoplanktons, als auch des Wandaufwuchses. Der höchste Mittelwert wird beim Wandaufwuchs mit 3% Phosphor, bezogen auf Frischgewicht, bei neunmaliger Düngung erreicht. Die Werte in den ungedüngten Referenzbecken lassen Schlüsse auf den Minimalgehalt von Phytoplankton und Aufwuchs unter P-Limitierung zu. Dabei ist der mittlere P-Gehalt des Planktons mit ca. 1,56% (vom Frischgewicht) etwa dreimal so hoch, wie der des Wandaufwuchses (ca. 0,5%).
13. Die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf Seeverhältnisse wird be-
sprochen. Eine Vergleichbarkeit ergibt sich wohl nur für Zeiträume,
die in etwa den Versuchszeiträumen entsprechen (max. 5 - 6 Wochen).
Die anfangs hohe Ähnlichkeit der Verhältnisse im See und in der
Versuchsanlage wird später, trotz des großen Beckenvolumens, vor
allem durch den sich entwickelnden Wandaufwuchs gestört.

6 LITERATURVERZEICHNIS

- AAROSON, A. & N.J. PATNI, 1976: The role of surface and extracellular phosphatases in the phosphorus requirement of *Ochromonas*., *Limnol. Oceanogr.*, 21, 6, 838-841
- ALLAN, R.J. & M. ROY, 1980: Lake water nutrient chemistry and chlorophyll a in Pasqua, Echo, Mission, Katepwa, Crooked and Round Lakes on the Qu'Appelle River. Scientific Series, Nat. Water Res. 112, 1-68
- ANDERSSON, G., et al., 1978: Effects of Planktivorous and Benthivorous Fish on Organisms and Water Chemistry in Eutrophic Lakes. *Hydrobiologia* 59, 1, 9-15
- ANTIA, N.J., et al., 1963: Further Measurements of Primary Production using a Large-Volume Plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8, 2, 166-183
- BELLINGER, E.G., 1974: A note on the use of algal sizes in estimates of population standing crops. *Br.phycol.*, 9, 157-161
- BLOESCH, J. & N.M. BURNS, 1980: A critical review of sedimentation trap technique. *Schweiz.Z.Hydrol.*, 42, 1, 15-55
- BOGDAN, K.G. & D.C. McNAUGHT, 1975: Selective feeding by *Diaptomus* and *Daphnia*. *Verh.Int.Ver.Limnol.*, 19, 2935-2942
- BOMBOWNA, M., et al., 1975: Interdependence between several different species of algae investigated in cultures, *Verh.Int.Ver.Limnol.*, 19, 2741-2748
- BROOKS, A.S. & J.A. MORTONSON, 1978: Vertical and seasonal distribution of chlorophyll a and nutrients in Lake Michigan. *Verh.Int.Ver.Limnol.*, 20, 334-335
- BÜRGI, Hansrudolf, 1974: Die Wirkung von NTA auf das Wachstum des Phytoplanktons unter besonderer Berücksichtigung des Eisens als Mikroelement. *Schweiz.Z.Hydrol.*, 36, 1-70
- et al., 1979: Der Einfluß experimentell variiertter Zooplanktendichte auf die Produktion und Sedimentation im hocheutrophen See. *Schweiz, Z.Hydrol.*, 41, 1, 38-63
- CARLSON, Robert E., 1977: A trophic state index for lakes. *Limnol.Oceanogr.*, 22, 2, 361-369
- COOKE, G.D. & R.H. KENNEDY, 1978: Effects of a hypolimnetic application of aluminium sulfate to an eutrophic lake. *Verh.Int.Ver.Limnol.*, 20, 486-489
- CRONBERG, Gertrud, 1980: Phytoplankton changes in Lake Trummen induced by restoration. Long-term Whole-lake Studies and Experimental Bio-manipulation. *Limnologiska Inst.Lund Univ.*

- CRONBERG, Gertrud & Jørgen KRISTIANSEN, 1980: Synuraceae and other Chrysophyceae from central Småland, Sweden. Bot. Notiser, 133, 595-618
- DILLON, P.J., 1975: The phosphorus budget of Cameron Lake, Ontario: The importance of flushing rate to the degree of eutrophy of lakes. Limnol. Oceanogr., 20, (1), 28-39
- et al., 1978: Phosphorus removal at Gravenhorst Bay, Ontario: An 8 year study on water quality changes, Verh. Int. Ver. Limnol. 20, 263-271
- DOEMEL, W.N. & A.E. BROOKS, 1973: A new algal assay to determine the growth potential of phosphorus containing natural waters. Proc. Indiana Acad. Sci. 82, 98-99
- DÖRRSTEIN, D., 1977: Sedimentation im Piburger See. Diss. Abt. Limnol. Innsbruck, 9, 1-118
- EDMONDSON, W.T., 1970: Phosphorus, Nitrogen and Algae in Lake Washington after Diversion of Sewage. Science, 169, 690-691
- ELORANTA, P. & R. KETTUNEN, 1979: Phytoplankton in a water course polluted by a sulphite cellulose factory. Ann. Bot. Fennici, 16, 338-350
- 1980: Winter phytoplankton in a pond warmed by a thermal power station. Ann. Bot. Fennici, 17, 264-275
- FEE, Everett J., 1979: A Relation between lake morphometry and primary productivity and its use in interpreting whole-lake eutrophication experiments. Limnol. Oceanogr., 24, (3), 401-416
- FRANCKO, Davis & Robert T. HEATH, 1979: Functionally distinct classes of complex phosphorus compounds in lake water. Limnol. Oceanogr., 24, (3), 463-473
- GÄCHTER, René, 1968: Phosphorhaushalt und planktische Primärproduktion im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht). Schweiz. Z. Hydrol. 30/1, 1-66
- 1976: Die Tiefenwasserableitung, ein Weg zur Sanierung von Seen. Schweiz. Z., 38, 1-28
- GESSNER, F., 1955: Hydrobotanik, Bd. 1, Dt. Vlg. d. Wiss., Berlin
- GILLBRICHT, Max, 1962: Über das Auszählen von Planktonschöpfproben. Helgol. Wiss. Meeresunters., 8, 203-218
- GOLDMAN, 1962: A Method of Studying Nutrient Limiting Factors in situ in Water Columns Isolated by Polyethylene Film. Limnol. Oceanogr., 7, 99-101

- GOLTERMAN, H.L., 1977: Sediments as a source of phosphate for algal growth. Interactions between sediments and freshwater. Ed. Golterman, The Hague
- GUNATILAKA, Amarisinha, 1978: Role of seston in the phosphate removal in Neusiedler See. Verh.Int.Ver.Limnol., 20, 986-991
- HALMANN, M. & M. STILLER, 1974: Turnover and uptake of dissolved phosphate in freshwater. A Study in Lake Kinneret. Limnol.Oceanogr., 19, 5, 774-783
- HAMM, A., Ursachen und Quellen der Phosphorbelastung unserer Oberflächen-gewässer. Kongreß-Vortrag: Wasser, Berlin '77
- HEGEWALD, E. & E. SCHNEPF, 1979: Geschichte und Stand der Systematik der Grünalgengattung Scenedesmus. Schweiz.Z.Hydrol., 40, 320-342
- HINDAK, Frantisek, 1974: The morphological variability of scenedesmus pannonicus HORTOB in culture. Arch.Hydrobiol., 46, 11, 130-139
- HOFMANN, W. & H. LOUIS, 1968: Eiszerfall-Landschaft bei Seeon, nördl. des Chiemsees. In: Landformen im Kartenbild, Gruppe V: Alpenvorland, Kartenprobe 2.G.Westermann Vlg.
- JACOBS, Jürgen, 1977: Coexistence of Similar Zooplankton Species by Differential Adaptation to Reproduction and Escape in an Environment with Fluctuating Food and Enemy Densities. II. Field Data Analysis of Daphnia. Oecologia, 30, 313-329
- 1979: Concluding Remarks: On the Difficulty to Reconcile Theories with Facts. Fortsch.Zool., 25, 2/3, 403-409
- JACOBSEN, Ole Stig, 1978: Nitrogen and phosphorus dynamics in eutrophic Frederiksborg Slotssø. Verh.Int.Ver.Limnol., 20, 696-701
- KANDLER, Otto, 1950: Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese I. Z.Naturforschung, 56, 423-437
- KAPPERS, F.I., 1977: Presence of blue-green algae in sediments of L. Brielle. aus: Interactions between sediments and freshwater Ed. Golterman, The Hague.
- KILHAM, Susan Soltau & Peter KILHAM, 1978: Natural community bioassays: Predictions of results based on nutrient physiology and competition. Verh.Int.Ver.Limnol., 20, 58-74
- KILHAM, Peter & D. TILMAN, 1979: The Importance of resource competition and nutrient gradients for phytoplankton ecology. Arch.Hydrobiol., 13, 110-119
- KNOECHEL, R. & J. KALFF, 1978: An in situ study of the productivity and population dynamics of five freshwater planktonic diatom species. Limnol.Oceanogr., 23, (2), 195-216

- KRAUSE, H.R. & M. STEGMANN, 1961: Über eine kombinierte Methode zur Anreicherung und Isolierung von echt gelösten organischen Phosphorkomponenten aus natürlichem Wasser. Mitt.Verein.Limnol., 14, 94-101
- KRISTIANSEN, Jørgen, 1979: Problems in classification and identification of synuraceae (Chrysophyceae), Schweiz.Z.Hydroöl., 40, 310-319
- 1980: Chrysophyceae from some Greek Lakes. Nova Hedwigia, XXXIII, 167-194
- LAMPERT, W. & W. SCHÖBER, 1978: Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82, 1/4, 364-386
- LARROW, E.J. & D.C. McNAUGHT, 1978: Systems and organismal aspects of phosphorus remineralization. Hydrobiologica, 59, 3, 151-154
- LEAH, R.T., et al., 1978: Experiments with Large Enclosures in a Fertile, Shallow, Brackish Lake, Hickling Broad, Norfolk, United Kingdom, Int. Revue, 63, 3, 291-310
- LEAN, D.R.S., 1976: Phosphorus kinetics in Lake Water: Influence of Membrane Filter Pore Size and Low-Pressure Filtration. J.Fish.Res.Board Can., 33, 2800-2804
- & G. NALEWAJKO, 1976: Phosphate Exchange and Organic Phosphorus Excretion by Freshwater Algae. J.Fish.Res.Board Can., 33, 1312-1323
- & F.H. RIGLER, 1974: A test of the hypothesis that abiotic phosphate complex influences phosphorus kinetics in epilimnetic lake water. Limnol.Oceanogr., 19, 784-788
- LEHMANN, John T., 1980: Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. Limnol.Oceanogr., 25, 4, 620-632
- LIVINGSTONE, D. & G.H.M. JAWORSK, 1980: The viability of akinetes of blue-green algae recovered from the sediments of Rostherne meere. Brit.Phycol.J.15
- LUND, J.W.G., 1965: The ecology of the Freshwater Phytoplankton, Biol.Rev., 40, 231-293
- 1972: Preliminary observations on the use of large experimental tubes in lakes. Verh.Int.Ver.Limnol., 18, 71-77
- LUNDGREN, A., 1978: Experimental Lake Fertilization in the Knokkel Area, Northern Sweden: Changes in Sestonic Carbon and the Role of Phytoplankton. Verh.Internat.Verein.Limnol., 20, 863-868
- McALLISTER, C.D., et al., 1961: Measurements of Primary Production in Coastal Sea Water using a Large Volumen Plastic Sphere. Limnol.Oceanogr. 6, 3, 237-258

- MOSS, Brian, et al., 1978: Ecosystem experimentation in the management of a system of shallow lakes. *Verh.Int.Ver.Limnol.*, 20, 649-653
- MULLIN, M. Mich. & M.E. PAMELA, 1974: The use of a deep tank in plankton ecology. 2. Efficiency of a planktonic food chain., *Limnol.Oceanogr.*, 19, (6), 902-911
- NAUWERCK, Arnold, 1963: Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, XVII, 5, 1-163
- NICHOLLS, Kenneth H. & Peter J. DILLON, 1978: An Evaluation of Phosphorus-Chlorophyll-Phytoplankton Relationships for lakes. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.*, 63, 2, 141-154
- NÜMANN, W., 1971: Die Eutrophierung unserer Gewässer durch Phosphoreintrag unter besonderer Berücksichtigung der Vorgänge im Bodensee. *Ztschr. Tenside Detergents*, 8,2, 82-83
- NYHOLM, Niels, 1977: Kinetics of Phosphate Limited Algal Growth. *Biotechnol. and Bioengineering*, 19, 4, 467-492
- (Jørgensen, S.E.) Herausg., 1978: The use of management models for lakes at the Water Quality Institute Denmark. *Proceedings of the Confer. on Ecolog.Modelling*, Copenhagen, 7, 561-577
- O'BRIAN, W. Johan, 1972: Changes in Plankton Species Composition and Diversity in a Controlled Nutrient Enrichment Study. *Trans.Amer.Micros.Soc.*, 91, 1, 77-80
- OGLESBY, R.T. & W.R. SCHAFFER, 1978: Phosphorus loading to lakes and some of their responses. Part 2. Regression models of summer phytoplankton standing crops, winter total P, and transparency of N.Y. lakes with known phosphorus loadings. *Limnol.Oceanogr.*, V, 23, (1), 135-145
- OLRIK, Kirsten, 1973 a: Phytoplankton from four culturally influenced lakes of the Molles lake system, North Zealand, Denmark. *Seartryk af botanisk, Tidsskrift*, 68, 1-28
- 1973 b: Phytoplankton som forureningsIndikatorer I Søer. *Särtryck ur Vatten*, 3, 290-301
- 1978: Cyanophyceae and environmental factors in 15 Danish lakes. *Verh.Int. Ver.Limnol.*, 20, 690-695
- 1980: Succession of phytoplankton in response to environmental factors in lake Arresø, North Zealand, Denmark. *Water Quality Inst. (Affiliated to the Danish.Acad. of Sciences)*
- OVERBECK, Jürgen, 1962: Untersuchungen zum Phosphat-Haushalt von Grünalgen. *Arch.Hydrobiol.*, 58, 2, 162-209
-

- OVERBECK, Jürgen, 1964: Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. Ber.Deutsch.Bot.Ges., 76, 8, 276-286
- 1972: Zur Struktur und Funktion des aquatischen Ökosystems. Ber.Deutsch. Bot.Ges., 85, 10-12
- PAERL, Hans W. & A. Mackenzie LINCOLN, 1977: A Comparative study of the diurnal carbon fixation patterns of nanoplankton and net plankton. Limnol. Oceanogr., 22, 4, 732-738
- & M.T. DOWNES, 1978: Biological Availability of Low Versus High Molecular Weight Reactive Phosphorus. J.Fish.Res.Board Can., 35, 12, 1639-1643
- PARSON, T.R. & J.D.H STRICKLAND, 1963: Discussion of the spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotinoids. J.Mar.Res., 21, 155-163
- PETERS, Robert Henry, 1975: Orthophosphate Turnover in Central European Lakes. Mem.Ist.Ital.Idrobiol., 32, 297-311
- 1977: Availability of Atmospheric Orthophosphate. J.Fish.Res.Board Can., 34, 7, 918-924
- RAMBERG, Lars, 1979: Relations between Phytoplankton and Light Climate in two Swedish Forest Lakes. Int.Rev.ges.Hydrobiol., 64, 6, 749-782
- 1980: A population dynamics model for *Oocystis parva*. Arch.Hydrobiol., 89, 1/2, 118-134
- RIGLER, F.H., 1964: The Phosphorus Fractions and the Turnover Time of Inorganic Phosphorus in different Types of lakes. Limnol.Oceanogr., 9, 4, 511-517
- 1968: Further Observations Inconsistent with the Hypothesis that the Molybdenum Blue Method Measures Orthophosphate in Lake Water. Limnol. Oceanogr., 13, 1, 7-13
- ROTT, Eugen, 1978: Chlorophyll-a-Konzentration und Zellvolumen als Parameter der Phytoplanktonbiomasse. Ber.nat.-med.Ver.Innsbruck, 65, 11-21
- RUTTNER, F., 1938: Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. Arch. Hydrobiol., 32, 167-219
- SAKAMOTO, Mitsuru, 1966: Primary production by Phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. Arch.Hydrobiol. 62, 1, 1-28
- SCHAFFNER, W.R. & R.T. OGLESBY, 1978: Phosphorus loadings to lakes and some of their responses. Part. I. A new calculation of phosphorus loading and its application to 13 N.Y. lakes. Limnol.Oceanogr., 23, (1), 120-133

- SCHELSKE, Claire L., et al., 1972: Nutrient enrichment and its effect on phytoplankton production and species composition in Lake Superior. Proc. 15th Conf., Great Lakes Res., 149-165
- SCHINDLER, D.W., et al., 1972: Atmospheric Carbon Dioxide: Its Role in Maintaining Phytoplankton Standing Crops. Science, 177, 1192-1194
- & D.R.S. LEAR, 1974a: Biological and chemical mechanisms in eutrophication of Freshwater Lakes. Ann. of the N.Y. Acad. of Sci., 250, 129-135
 - 1974b: Eutrophication and Recovery in Experimental Lakes: Implications for Lake Management. Science, 184, 897-899
 - 1975: Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. Verh.Int.Limnol., 19, 3221-3231
 - et al., 1976: Interactions between sediments and overlying waters in an experimentally eutrophied precambrian shield lake. Proc. of an Intern. Symp., Amsterdam
 - et al., 1980a: Effects of a Windstorm and Forest Fire on Chemical Losses from Forested Watersheds and on the Quality of Receiving Streams. Can.J. of Fish. and Aqu. Science, 37, 3, 328-334
 - et al., 1980b: Hypolimnion Injection of Nutrient Effluents as a Method for Reducing Eutrophication. Can.J. of Fish. and Aqu. Science, 37, 3, 320-327
- SCHMID, M. & M. AMBUEHL, 1965: Bestimmung der Phosphate im Seewasser. Schweiz. Z.Hydrol., 27, 184-192
- SEITZ, A., 1977: Die Bedeutung von Umweltfaktoren, Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen für die Koexistenz dreier Daphnienarten. Dissertation des Fachbereichs Biologie an der L.-M.-Universität München
- SENFT, W. herbert, 1978: Dependence of light-saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. Limnol.Oceanogr., 23, (4), 709-718
- SERRUYA, C., et al., 1978: Wind, phosphorus release and division rate of peridinium in Lake Kinneret. Verh.Int.Ver.Limnol., 20, 1096-1102
- SHAPIRO, J., 1973: Bluegreen algae, why they become dominant. Science, 179, 382-384
- SIRENKO, L.A., et al., 1969: Factors in the mass development of blue-green algae. Gidrobiologicheskii Zhurnal, 5, 3-11
- SMITH, Val.H., 1979: Nutrient dependence of primary productivity in lakes. Limnol.Oceanogr., 24, (6), 1051-1064

- STEEMANN, Nielsen B. & E.G. JORGENSEN, 1962: The Physiological Background for using Chlorophyll Measurements in Hydrobiology and a Theory explaining Daily Variations in Chlorophyll Concentration. Arch.Hydrobiol., 58, 3, 349-357
- STILLER, M., et al., 1978: Validty of ^{32}P kinetic experiments in algae. Verh. Internat.Verein.Limnol., 20, 75-81
- STOCKNER, J.G. & J.W.G. LUND, 1970: Live algae in postglacial lake deposits. Limnol.Oceanogr., 15, 41-58
- STORCH, T.A., et al., 1978: Relationship between phosphorus loading and phytoplankton standing crops in Chautauqua Lake, New York. Verh.Int.Ver. Limnol., 20, 490-495
- STRICKLAND, J.H.O. & T.R. PARSON, 1960: A manual of the sea water analysis. Bull. Fisheries Res. Board Can., 125, 185 p.
- TAKAHASHI, E., 1978: Electronmicroscopical studies of the Synuraceae (Chrysophyceae) in Japan. Taxonomy and Ecology. Tokai University Press
- TESSENOW, Uwe, 1972: Lösungs-, Diffusions- und Sorptionsprozesse in der Ober-schicht von Seesedimenten. Arch.Hydrobiol./Suppl., 38, 4, 353-398
- THOMAS, E.A., 1961: Vergleich über die Expositionen von Plankton-Test-Loten und Flaschen. 1. Vergleich über den Planktongehalt. Verh.Int.Ver.Limnol. 14, 140-146
- 1964: Nährstoffexperimente im Plankton-Test-Loten. Verh.Int.Ver.Limnol., 15, 342-351
- TINS, W., 1977: Biotische und abiotische Limitierung bei der Koralle Cladocora cespitosa (Madreporaria). Verhandl. d. Gesellschaft für Ökologie
- UTERMÖHL, H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Metho-dik. Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol., 9, 1-38
- VINCENT, W.F. & W.B. SILVESTER, 1979: Growth of bluegreen algae in the Manukau oxidation ponds II. Water Research, 13, 717-723
- VINER, A.B., 1973: Responses of a mixed phytoplankton population to nutrient enrichments of ammonia and phosphate, and some associated ecological implications. Proc.R.Soc.Lond.B., 183, 351-370
- VOLLENWEIDER, Richard A., 1968: Die wissenschaftlichen Grundlagen der Seen- und Flußgewässereutrophierung, unter besonderer Berücksichtigung des Phosphors und des Stickstoffs als Eutrophierungsfaktoren. Techn.Rep. OECD, Paris, DAS/CSI, 27, 1-182

- VOLLENWEIDER, Richard A., 1976: Rotsee, a Source, Not a Sink for Phosphorus? A Comment to and a Plea for Nutrient Balance Studies. Schweiz.Z.Hydrol., 38, 1, 29-34
- WILLEN, Eva & TORBJÖRN, 1978: About freshwater phytoplankton. Phytoplankton manual (ed. A. Sournia Monographs on oceanographic methodology, 6)
- 1979: Phytoplankton in freshwater monitoring. The use of ecologic variables in environmental monitoring. The National Swedish Environment Protection Board, Report PM 1151

7 TAXONOMIE und PHYTOPLANKTON-ARTENLISTE

Ein See mit einer hohen Algendiversität, wie sie der See-
oner See ohne Zweifel hat, wird für jeden, der nicht schwer-
punktmäßig auf taxonomischem Gebiet arbeitet, große Bestim-
mungsprobleme mit sich bringen. Allein die Zahl der über-
einhundert von mir bestimmten Algen gibt einen ersten Hin-
weis auf die Schwierigkeiten. Dazu ist anzumerken, daß ein-
malig oder sehr selten gesehene Arten nicht bestimmt wur-
den. Bei einigen Arten scheiterte der Versuch, sie zu be-
stimmen. Verschiedene Arten konnten beim Zählen nicht unter-
schieden werden, da dies nur nach eingehender Prüfung bei
stärkster Vergrößerung möglich war. Sie wurden deshalb in
einer Gruppe registriert. Den umgekehrten Fall, daß Modi-
fikationen einer Art als verschiedene Arten bestimmt wor-
den wären, halte ich dagegen für sehr unwahrscheinlich,
da kritische Arten dahingehend geprüft wurden. Einen guten
Einblick in die Schwierigkeiten der Artbestimmung, über
Fehler der Vergangenheit und historische und aktuelle Ände-
rungen in der Taxonomie gibt die Arbeit von HEGEWALD &
SCHNEPF (1979) anhand der Gattung *Scenedesmus*. Als auf-
schlußreiche Ergänzung dazu sei noch HINDAK (1974) genannt,
der die morphologische Variabilität einer *Scenedesmus*-Art
demonstriert. Es wird gezeigt, daß nicht nur die Taxonomie
der Arten oft fast unlösbare Probleme aufwirft, sondern

selbst zwischen so bekannten und scheinbar leicht unterscheidbaren Gattungen wie Scenedesmus und Chodatella Verwechslungen durchaus möglich sind. Zu der hohen Formenvariabilität vieler Phytoplankter kommt die Größenvariabilität erschwerend dazu (BELLINGER, 1974). Bei einigen Arten wurden während der Zählarbeit immer wieder Individuen gefunden, die häufig an der Grenze, in einigen Fällen deutlich außerhalb des Größenbereichs waren, der in den verschiedenen Bestimmungsbüchern angegeben war. Die Bestimmungsliteratur bedarf wohl auch in dieser Beziehung einer kritischen Durchsicht. Ebenso wäre eine breite Aufnahme elektronenmikroskopischer Abbildungen in herkömmliche Bestimmungsbücher (deren Schwerpunkt weiterhin lichtmikroskopisch ausgerichtet bleiben muß!) überaus hilfreich - für manche Artbestimmung sogar unverzichtbar. Häufig würde eine eindeutige Einordnung damit mindestens für jene erleichtert werden, die die Möglichkeit haben, selbst elektronenmikroskopisch zu arbeiten. Außerdem würde das Verständnis für Strukturen gefördert, die dann auch lichtmikroskopisch noch "erahnbare" würden (siehe Bsp.: Abb. X - Stephanodiskus - im Anhang).

Phytoplankton-Arten

Folgende Phytoplankton-Arten waren während mindestens einiger Versuche relativ häufig und wurden deshalb in die quantitative Auswertung mit einbezogen (in Klammer: mittl. Zellvolumen μm^3):

1. *Aphanothece clathrata* (300 / Kol. 40 μm Ø)
2. *Coelosphaerium kuetszingianum* (500 / 35 Z.)
3. *Microcystis wesenbergii* (8 000 / Kol. 30 μm Ø)
4. *Anabaena flos-aquae* (10 000 / Kol. 90 μm Ø)
5. *Synedra acus* (400)
6. *Cyclotella spec.* (120)
7. *Fragilaria crotonensis* (450)
8. *Ceratium hirudinella* (35 000)
9. *Peridinium cinctum* (20 000)
10. *Gymnodinium fuscum* (25 000)
11. *Cryptomonas erosa* (1 500)
12. *Rhodomonas minuta* var. *nanoplantica* (200)
13. *Dinobryon bavaricum* (300)
14. *Mallomonas caudata* (9 700)
15. *Monoraphidium convolutum* var. *minus* (100)
16. *Elakatothrix lacustris* (120)
17. *Oocystis parva* (200)
18. *Chodatella quadriseta* (130)
19. *Tetraedron minimum* (400)
20. *Scenedesmus communis* (Überart *quadricauda*) (500)
21. "coccola Minialgen" (50)
22. *Closterium acutum* var. *variabile* (500)
23. *Mougeotia spec.* (29 000)
24. *Mougeotia spec.* (113 000)
25. *Cosmarium depressum* var. *planctonica* (400)

Außerdem wurden bei einzelnen Versuchen noch zusätzlich folgende Arten ausgezählt, da sie zu diesem Zeitpunkt in ungewöhnlich hoher Individuenzahl auftraten:

26. *Chroococcus limneticus* (400 / 2 Z.)
27. *Ceratium cornutum* (35 000)
28. *Gymnodinium paradoxum* (15 500)
29. *Ankistrodesmus falcatus* (250)
30. *Bitrichia spec.* (250)
31. *Staurastrum paradoxum* (29 000)

Weitere Arten aus dem Seeoner Klostersee, die mehrfach gefunden wurden:

32. *Microcystis elachista* var. *planctonica*
33. *Coelosphaerium naegelianum*
34. *Gomphosphaeria aponina*
35. *Merismopedia tenuissima*
36. *Dactylococcopsis fascicularis*
37. *Chroococcus turgidus*
38. *Lyngbya limnetica*
39. *Aphanicomenon gracile*
40. *Oscillatoria tenuis*
41. *Oscillatoria brevis*
42. *Anabaena spiroides*
43. *Anabaena circinales*
44. *Anabaena sphaerica*
45. *Cyclotella bodanica*
46. *Cyclotella operculata*
47. *Cyclotella comensis*
48. *Cyclotella meneghiniana*
49. *Stephanodiscus rotula* var. *minutula*
50. *Asterionella formosa*
51. *Synedra acus angustissima*
52. *Synedra pulchella*
53. *Fragilaria capucina*
54. *Fragilaria construens*
55. *Tabellaria fenestrata*
56. *Diploneis ovalis*
57. *Achnantes microcephala*
58. *Nitzschia acicularis*
59. *Hantzschia amphioxys*
60. *Gyrosigma* spec.
61. *Cymbella* spec.
62. *Pinnularia* spec.
63. *Navicula pupula*
64. *Navicula* spec.

65. *Phacus razeborkii*
66. *Trachelomonas volvocina*
67. *Trachelomonas hispida*
68. *Gymnodinium helveticum*
69. *Peridinium willei*
70. *Peridinium spec.*
71. *Dinobryon cylindricum* var. *cylindricum*
72. *Dinobryon cylindricum* var. *alpinum*
73. *Dinobryon divergens* var. *divergens*
74. *Dinobryon sociale*
75. *Dinobryon sertularia*
76. *Mallomonas elongata*
77. *Mallomonas tonsurata*
78. *Mallomonas zellensis*
79. *Ochromonas mutabilis*
80. *Chrysococcus rufescens*
81. *Chrysamoeba spec.*
82. *Chrysopyxis spec.*
83. *Epipyxis ramosa*
84. *Synura sphagnicola*
85. *Synura echinulata*
86. *Synura petersenii*
87. *Synura spinosa*
88. *Uroglena americana*
89. *Cryptomonas ovata*
90. *Cryptomonas maršonii*
91. *Chroomonas nordstedti*
92. *Chlamydomonas spec.*
93. *Actinastrum hantzschii*
94. *Lagerheimia quadriseta*
95. *Scenedesmus denticulatus*
96. *Scenedesmus obliquus*
97. *Scenedesmus brasiliensis*
98. *Scenedesmus bijugatus*
99. *Scenedesmus maximus*
100. *Scenedesmus ecornis*

101. *Crucigenia rectangularis*
102. *Crucigenia irregulare*
103. *Ankistrodesmus falcatus*
104. *Monoraphidium contortum*
105. *Monoraphidium bibraianum*
106. *Elakatothrix gelatinosa*
107. *Golenkinia spec.*
108. *Pediastrum duplex*
109. *Pediastrum tetras*
110. *Pediastrum kawraiskyi*
111. *Pediastrum integrum*
112. *Chlorella vulgaris*
113. *Botryococcus braunii*
114. *Chlorococcum spec.*
115. *Coelastrum microporum*
116. *Coelastrum spec.*
117. *Eudorina elegans*
118. *Spirogyra spec.*
119. *Closterium moniliferum*
120. *Closterium aciculare*
121. *Staurastrum gracile*
122. *Staurastrum pseudopelagicum*
123. *Cosmarium moniliforme*
124. *Cosmarium humile*
125. *Cosmarium abbreviatum*
126. *Cosmarium bioculatum*
127. *Cosmarium spec.*
128. *Micrasterias radiata*

A n h a n g

SYSTEM DER ALGEN

Vorwort

Algensystematik und -taxonomie sind in gewissem Sinne "hei-
ße Eisen" der Wissenschaft. Im Gegensatz zu vielen Gebieten
der Naturwissenschaften, gibt es wenig Beweise für richtig
oder falsch, häufig auch keine allgemein anerkannte Lehr-
meinung, sondern unterschiedliche Anschauungen und "Schu-
len". Das liegt zum Großteil in der Natur der Sache: Bei
den Einzellern ist eben nicht ohne weiteres in Tier- und
Pflanzenreich zu trennen - Euglena enthält das aus dem
Tierreich bekannte Pigment Astaxanthin und kann als un-
pigmentierte Rasse auf Dauer existieren; bei etlichen "Al-
gen" ist Phagotrophie bekannt, um nur einige Beispiele zu
nennen. Ähnlich unsicher ist die Stellung der Blaualgen
und ihre Verwandtschaft zu den Bakterien. Der Streit ist
historisch und gleichzeitig aktuell und fand im Rahmen
meiner Arbeit Ausdruck, indem mehrere international an-
erkannte Phytonplanktontaxonomen über eine fädige Form,
die in meinen Vorversuchen mehrfach auftrat, lange disku-
tierten, um sich endlich auf Cyanophyt (und nicht Bakte-
rium) zu einigen, um bei jeder weiteren Einordnung dann
aber zu passen.

Sind so prinzipielle Zuordnungen wie Tier- oder Pflanzenreich, Bakterium oder Blaualge schon umstritten, so ist es nicht verwunderlich, daß Uneinigkeit herrscht über die weitere Untergliederung (z.B. Stamm Chrysophyta oder nur Klasse Chrysophyceae innerhalb der Chromophyta?), über die Bezeichnung (z.B. Conjugatophyceae oder Zygnemaphyceae?), über die Führung als eigene Art oder nur als Form.

Es ist zu betonen, daß diese gesamte Problematik der Taxonomie und Systematik bewußt weitestgehend ausgeklammert wurde. Gänzlich ist dies natürlich nicht möglich, da man die Organismen, über die man spricht, natürlich auch bezeichnen muß. Ich habe dies getan, so genau und unmißverständlich es mir möglich war, und ohne damit die Bevorzugung des einen oder anderen Autors zu verbinden. Um einen Überblick auch dem nichtspezialisierten Interessierten zu ermöglichen, wurde die folgende systematische Aufstellung angefügt. Darüber hinaus seien noch wenige Beispiele weiterführender Literatur genannt.

Es soll keine Charakterisierung der taxonomischen Gruppen gegeben, sondern nur gezeigt werden, wo die in der Arbeit genannten Gattungen planktischer Süßwasseralgen einzuordnen sind.

Folgende Einheiten werden üblicherweise benutzt (Bezeichnung/Endung):

Stamm / -phyta

Unterstamm / -phytina

Klasse / -phyceae

Unterklasse / -phycidae

Ordnung / -ales

Unterordnung / -ineae

Familie / -aceae

Unterfamilie / -oideae

Gattungsgruppen / -eae

Gattung / Wortstamm meist aus dem Lateinischen oder Griechischen

Art / meist aus dem Lateinischen

Varietät / aus dem Lateinischen

Form / aus dem Lateinischen

Die Pflanzenabteilungen werden mehr nach strukturellen und biochemischen Eigenschaften unterschieden als nach Aussehen. Das Algenreich wird zunächst in zwei Gruppen gegliedert: In das Reich der Prokaryota und in das der Eukaryoten. Prokaryoten sind Organismen, deren Zellen keine Kerne, Golgi-Apparate, Mitochondrien, endoplasmatisches Reticulum und Plastiden enthalten. Bei den Eukaryoten dagegen sind Kernsubstanz und Assimilationsorganelle von einer Membran umschlossen. Als Klassifikationsprinzip bei phototrophen karyotischen Pflanzen werden unter anderem die Assimilationspigmente herangezogen.

Die folgende Übersicht ist vollständig für Stämme und Klassen. Ordnungen und Gattungen werden nur vermerkt, wenn sie in der vorliegenden Arbeit erwähnte Algen beinhalten.

SYSTEM DER ALGEN (nach FOTT)

PROKARYOTEN

- Stamm: Cyanophyta
1. Klasse: Cyanophyceae (Blaualgen)
- Ordnung: Chroococcales
(Aphanothece, Chroococcus, Coelosphaerium,
Dactylococcopsis, Gomphosphaeria,
Merismopedia, Microcystis)
- Hormogonales
(Anabaena, Aphanizomenon, Lyngbya, Oscillatoria)

EUKARYOTEN

- Stamm: Chromophyta
1. Klasse: Chrysophyceae (Goldalgen)
- Ordnung: Chrysomonadales
(Dinobryon, Mallomonas, Ochromonas, Synura,
Uroglena)
- Rhizochrysidales
(Bitrichia, Chrysamoeba)
2. Klasse: Xanthophyceae (Gelbgrünalgen)
3. Klasse: Bacillariophyceae (Kieselalgen)
- Ordnung: Centrales
(Cyclotella, Melosira, Stephanodiscus)
- Pennales
(Achnantes, Asterionella, Diploneis, Gyrosigma,
Hantzschia, Navicula, Nitzschia, Pinnularia,
Synedra, Tabellaria)
4. Klasse: Phaeophyceae (Braunalgen)
5. Klasse: Dinophyceae (Feueralgen)
2. Unterkl.: Dinophycidae
- Ordnung: Peridinales
(Ceratum, Gymnodinium, Peridinium)

Stamm: Rhodophyta (Rotalgen)

Klasse: Rhodophyceae

Stamm: Chlorophyta

1. Klasse: Chlorophyceae (Grünalagen)

Ordnung: Volvocales

(Chlamydomonas, Phacotus, Eudorina, Pandorina)

Ordnung: Chlorococcales

(Actinastrum, Ankistrodesmus, Ankyra, Chlorella, Chodatella, Coelastrum, Crucigenia, Dictiosphaerium, Kirchneriella, Lagerheimia, Monoraphidium, Nephrocytium, Oocystis, Pediatrum, Scenedesmus, Sphaerocystis, Tetraedron)

2. Klasse: Conjugatophyceae (Jochalgen)

Ordnung: Mesotaeniales

Zygnemales

(Mougeotia, Spirogyra, Zygnema)

Gonatozygales

Desmidiiales

(Closterium, Cosmarium, Micrasterias, Staurastrum)

3. Klasse: Charophyceae

Flagellaten unsicherer systematischer Stellung:

Klasse: Euglenophyceae (Augenflagellaten)

Ordnung: Euglenales

(Euglena, Phacus, Trachelomonas)

Klasse: Cryptophyceae

Ordnung: Cryptomonadales

(Cryptomonas, Rhodomonas, Chroomonas)

Klasse: Chloromonadophyceae

Literatur Algensystematik

BOURRELLY, P., 1966-70; Les algues d'eau douce. Bd I-III, Paris.

CHRISTENSEN, T., 1962: Botanik, Systematisk Botanik, Bd. II, Alger. Munksgaard, Kobenhavn.

ENGLER, A., 1954: Syllabus der Pflanzenfamilien, Bd. 1, Borntraeger Vlg., Berlin.

FOTT, B., 1959: Algenkunde, Gustav Fischer, Jena. (2. Aufl. 1971)

PARKE, M. & DIXON, 1964: J.Mar.biol.Ass.U.K. 44, 499-542.

ROUND, F.E., 1971: Brit.Phyc.J., 3, 235-264.

SIGNIFIKANZTEST (MANN & WHITNEY) / WILCOXON's-U -
STANDARTABWEICHUNG

Die Individuenzahl der meisten Algenarten ändert sich jahreszeitlich sehr stark. Zu Beginn eines Experiments kann eine Art um mehrere Zehnerpotenzen häufiger sein, als zu Beginn eines anderen. Mittelt man die Daten der gleichbehandelten Becken, so ergeben sich aus dieser Tatsache teilweise extrem große Standartabweichungen, obwohl die Algenentwicklung durchaus gleichartig verlaufen sein kann. Diese Niveauunterschiede machen deshalb die Berechnung der Varianz bzw. Standartabweichung weitgehend sinnlos.

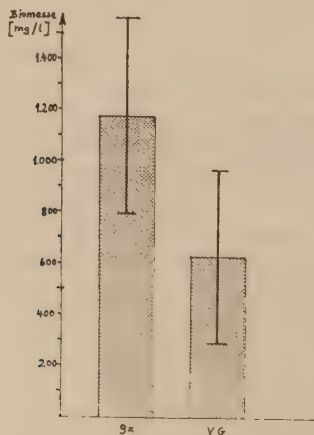
Anhand eines kurzen Beispiels sei dies verdeutlicht. Es handelt sich dabei um Gesamtbiomassewerte (mg/l) aus dem letzten Viertel von vier verschiedenen Experimenten. Dazu sei bemerkt, daß Gesamtbiomassewerte im See nicht annähernd gleich stark schwanken, wie dies einzelne Algenarten tun können.

9x gedüngt	Rang nach MANN & WHITNEY		Referenz
1 981	1	17	328
1 326	2	16	340
1 312	3	15	453
1 171	5	18	248
868	10	11	865
1 243	4	8	1 085
1 092	7	14	545
632	12	6	1 164
981	9	13	630
Mittelwert	1 178,4		628,7
Standartabw.	375,7		336,7
Rangsumme	53	118	

U = 8

Wilcoxon's-U = 17 (Tabelle)

U < 17 : das bedeutet, daß die beiden Datensätze signifikant unterschiedlich sind.



B I L D A N H A N G

I	Luftaufnahme vom Seener Klostersee	
II	Algenzuchtbecken bei der Montage (Höhe: 8,5 m, ϕ : 1,9 m)*	
III	Versuchsanlage im See (Schwimmkörper aus Polyurethan geschäumt)	
IV	<i>Microcystis flos aquae</i>	
V	<i>Microcystis wesenbergii</i> (REM, Foto MAILE / TINS)	1 550 x
VI	<i>Peridinium cinctum</i>	- " - 1 630 x
VII	<i>Cyclotella</i> auf <i>Ceratium hir.</i>	- " - 450 x
VIII	- " -	- " - 4 300 x
IX	<i>Cyclotella spec. (oonta?)</i>	- " - 8 550 x
X	<i>Stephanodiscus rotula</i> var. <i>minutula</i>	4 950 x
XI	<i>Scenedesmus denticulatus</i>	- " - 4 950 x
XII	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	- " - 810 / 8 100 x
	Verzahnung der Einzelzellen!	

*

Versuchsanlagen ähnlicher Größe wurden von MULLIN & EVANS (1974), etwas kleinere von BÜRGI (1974) und GÄCHTER (1968) benutzt. THOMAS (1961) experimentierte mit sehr viel kleineren Behältern, während größere z.B. von LUND (1972), MOSS et al. (1978) und LEAH et al. (1978) verwendet wurden.



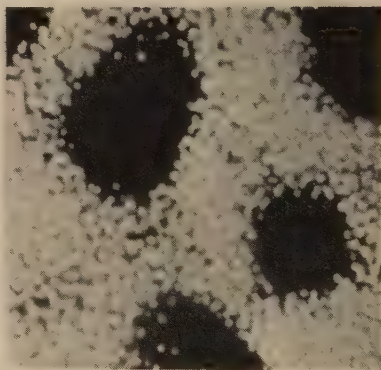
I



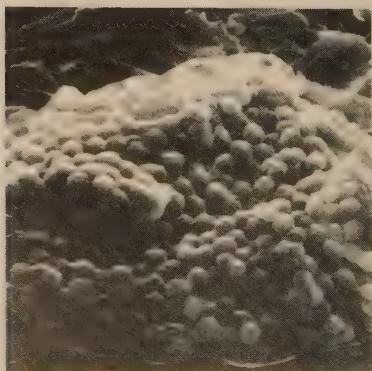
II



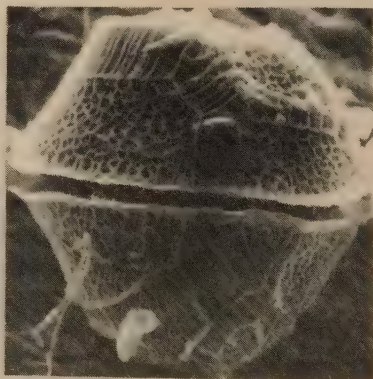
III



IV



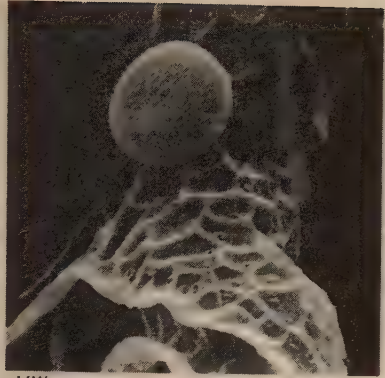
V



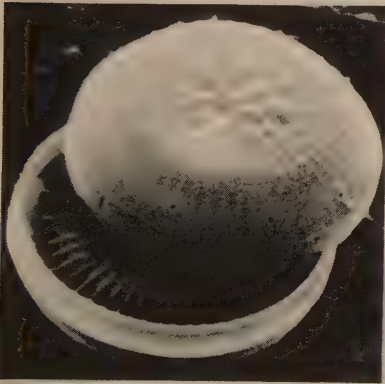
VI



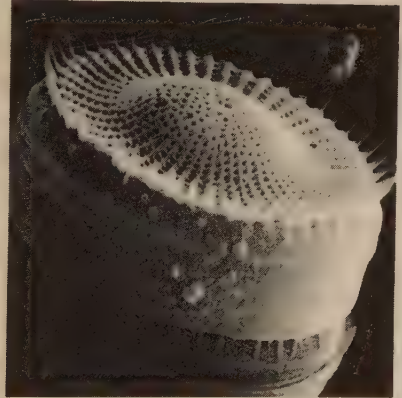
VII



VIII



IX



X



XI



XII

LEBENS LAUF

Name	Wolfgang TINS
Geburtstag, -ort	26. 08. 1945, Asch
Eltern	Siegfried Tins, Hilde -"- (geb. Rümmler)
Staatsangehörigkeit	deutsch
Familienstand	verheiratet
Schulbildung	Volksschule Tirschenreuth 1951 bis 1955 Oberrealschule Tirschenreuth 1955 bis 1964 Abitur 1964
Wehrdienst	Lehrbat. d. Heeresoffiziersschule I - Hannover 10. 1964 bis 10. 1966 Leutnant d.R.
Studium	1966 bis 1968 Physikstudium an der TU-München 1968 bis 1974 Biologiestudium an der Universität München; Schwerpkt: Limnologie, Marinbiologie, Ökologie; 1971, 72, 73 Postgraduate Courses in Marine Ecology and Marine Pollution - Schlußexa- men am Inst. f. Biologie d. Universität Ljubljana (Jugoslawien), Sept. 1973 Abschluß: Diplom-Biologe Nov. 1974 (Marinöko- logische Arbeit bei Prof. Dr. O. Siebeck)
Berufstätigkeit	Verwalter d. Dienstgeschäfte eines Wissenschaft- lichen Assistenten am Zoologischen Institut der Universität München von 11. 76 bis 3. 81

N A C H W O R T

Wie in den meisten wissenschaftlichen Arbeiten wurden durch den vorliegenden Beitrag vermutlich nicht mehr Fragen beantwortet, als gleichzeitig neue auftauchten. Auf die notwendigen Untersuchungen der Unterschiede des Plankton-Milieus im Gegensatz zum Epiphyten- bzw. Benthos-Milieu habe ich hingewiesen. Auch die Bedeutung der Beweglichkeit der kleinen Einzeller wurde angesprochen. In diesem Zusammenhang ergeben sich weitere Fragen, bezüglich der Reiz- und Informationsverarbeitung (Gradientenwahrnehmung etc.). Bedenkt man das enorme Wissen auf dem Gebiet der Sinnesphysiologie höherer Lebewesen, so stellt sich dieses Gebiet der Informationsverarbeitung ähnlich stiefmütterlich behandelt dar, wie die Erforschung der Möglichkeiten und Wirkungen der Informatik-Revolution, an deren Anfang wir uns selbst gerade befinden.

Wichtig wäre weiterhin, wenn kompetente Leute sich nicht nur mit den ungezählten Einzelproblemen beschäftigen, sondern ab und zu eine Zusammenschau versuchen würden. Arbeiten wie die von NAUWERCK (1963) und LUND (1965) die die Phytoplanktonökologie in großer Breite darstellen, helfen, den Überblick über den Wissensstand zu behalten.

Darüber sei ein Wort von HAMM (1977) nicht vergessen, man möge neben der Erforschung der Zusammenhänge und Vernetzungen im limnischen Bereich, die Probleme und ihre Ursachen im Auge behalten. Auch auf diesem Gebiet sei es nötig, gezielt und angestrengt zu arbeiten - um, wie ich vielleicht selbst fortsetzen darf, wenigstens einen Teil dessen zu erhalten, was über Zeitalter hinweg zum funktionierenden, dynamisch Geschlossenen der Ökosysteme wurde. Als wichtiges Glied in der Natur und nicht zuletzt wegen ihrer Schönheit, sollte jeder sie als lebensnotwendig begreifen.

